UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00851179 2

Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere

Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehungen zur Leistung der Zelle

Von

Dr. Arthur Meyer

weil. o. ö. Professor der Botanik an der Universität Marburg

Zweiter Teil

Die Bewegung des Cytoplasmas
Die Metabolie des Cytoplasmas
Die alloplasmatischen Gebilde
Die Chromatophoren (Plastiden)

Mit 82 Abbildungen im Text

206115
H: 10: 26

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1926

Alle Rechte vorbehalten

QH
581
.2
M47
1920
T. 2

Hofbuchdruckerei Rudolstadt

Vorwort.

Leider ist es Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. Arthur Meyer nicht vergönnt gewesen, sein Werk über die Zelle zum Abschluß zu bringen. Auf seinen Wunsch habe ich die von ihm zum Druck bestimmten Kapitel unter Mitwirkung von Herrn Dr. Walter Döpp zur Veröffentlichung fertig gemacht und das Werk durch ein Autorenverzeichnis ergänzt.

Marburg (Lahn), Botanisches Institut der Universität, den 20. April 1926.

P. Clausen.

Kapitelüberschriften.

Seite

VIII. Die Bewegung des Zytoplasmas 631
1. Die gleichmäßige Verteilung der motorischen Energie im Zytoplasma 631
2. Hypothetisches über die Mechanik der Zytoplasmabewegung 634
3. Meine Hypothese 638
IX. Die Metabolie des Zytoplasmas 650
1. Theoretisches 650
2. Die sichtbaren metabolisierten Außenschichten der Protoplasten 652
3. Die mikroskopisch unsichtbare Außenschicht des Zytoplasmas 664
4. Die mikroskopisch unsichtbare Vakuolschicht der Zellsaftvakuolen 672
5. Hypothetisches über Hautschicht und Vakuolschicht 677
6. Spirogyra crassa, Ergänzung zu dem Vorhergehenden (eigene Beobachtung) 678
a) Der Bau des Protoplasten 678
b) Die Plasmolyse 681
X. Die alloplasmatischen Gebilde 685
1. Allgemeines 685
2. Die alloplasmatische Muskelfibrille 687
a) Untersuchung über die Muskelzellen des Retraktormuskels der großen Tentakel von Helix pomatia (eigene Untersuchungen) 687
b) Allgemeines über die glatte Muskelzelle mit besonderer Berücksichtigung der Literatur . . . 700
c) Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfibrillen 709
d) Die quergestreifte Muskelfibrille und ihre Struktur 720
e) Die quergestreifte Muskelzelle der Flügelmuskeln von Bombus terrester (eigene Beobachtungen von Dr. Janisch) 729
f) Allgemeines über die quergestreifte Muskelzelle 747
g) Die Physiologie der quergestreiften Muskelzelle 771
h) Schluß der Besprechung der Muskelfibrille . . 782

Seite
XI. Die Chromatophoren (Plastiden) 793
1. Die Autoplasten (fehlt) 793
2. Die Leucoplasten (fehlt) 793
3. Die Chromoplasten 793
A. Allgemeines 793
B. Die Chromoplasten der Blüten und Früchte . . 796
a) Das Heranwachsen der Chromoplasten der Blüten und Früchte 796
b) Die Gestalt der Chromoplasten 797
c) Der Bau der Chromoplasten 803
α) Das Plastoplasma 803
β) Die Einschlüsse 803
4. Die Bewegung der Plastiden 807
A. Die Bewegung der Plastiden in der Zelle . . . 807
B. Gibt es eine Eigenbewegung der Chromatophoren? 813
C. Das die stets optisch nackten Chromatophoren umgebende Zytoplasma 815
D. Die Ortsbewegungen der Plastiden im Protoplasten werden durch das Zytoplasma bewirkt 819
Schriftenverzeichnis zu Teil II, Kap. XI 824
Autorenverzeichnis zu Teil I/II 834

Inhalt der Kapitel.

Seite

VIII. Die Bewegung des Zytoplasmas 631
1. Die gleichmäßige Verteilung der motorischen Energie im Zytoplasma 631
Zytoplasma im allgemeinen optisch und physiologisch homogen . . 631
Glitschbewegungen (Nägeli) 631
Digressionsbewegungen (Wigand) 631
Beobachtungen von Max Schultze, Velten, Rhumbler, Heidenhain, Pfeffer, Went, Berthold und Hauptfleisch . . . 632
2. Hypothetisches über die Mechanik der Zytoplasmabewegung 634
Historisches 634
Entdeckung der Rotationsströme der Charazellen durch Corti . 634
Primitive Versuche zur Erklärung der Rotationsströme 634
Elektrische Vorgänge als Quelle der Bewegung 634
Kontraktilität des Plasmas als Quelle der Bewegung 634
Oberflächenkräfte als Ursache der Bewegung 634
Hofmeisters Theorie 636
Engelmanns Theorie 636
3. Meine Hypothese 638
Darstellung der Hypothese 638
Bemerkung Helmholtz' 639
Rotationsströme bei Chara (Al. Braun) 640
Nägelis Untersuchungen über die Abhängigkeit der Rotationsbewegung bei Chara von der Temperatur 641
Formel für die Bewegungsgeschwindigkeit hergeleitet aus den Gesetzen der Brownschen Bewegung 642
Prüfung der Formel 644

IX. Die Metabolie des Zytoplasmas 650
1. Theoretisches 650
Das normale optisch homogene Zytoplasma besteht aus Partikeln kolloid-gelöster Stoffe und Molekülen 650
Metabolie des Zytoplasmas 650
Kennzeichen metaboler Außenschichten 652
2. Die sichtbar metabolisierten Außenschichten des Protoplasten . . . 652
Zum metabolisierten Zytoplasma zu rechnende Modifikationen des Zytoplasmas 652
Beispiele: Chara 652
Spirogyra 653
Gromia 653
Amoeba 657
Myxomycetenplasmodien 661
Polystomella crispa 662
3. Die mikroskopisch unsichtbare Außenschicht des Zytoplasmas . . . 664
Plasmahaut oder Plasmamembran, Hautschicht (Pfeffer) . . . 664
Lipoidhypothese Overtons 666
Hypothese Ruhlands 668
Versuche von Klebs 668
Versuche von Townsend 669
Verhalten des Zytoplasmas bei der Plasmolyse (Hecht) 669
Ansichten von Pfeffer 670
Angaben von Küster 670
Beobachtungen von Klemm 671
Eigene Beobachtungen nach Plasmolyse im Dunkelfeld 671

Seite

4. Die mikroskopisch unsichtbare Vakuolschicht der Zellsaftvakuolen . 672
Ansichten von Hartig, Nägeli, Hofmeister, Hanstein 672
Ansichten von Pfeffer 672
Ansichten von de Vries 673
Eigene Beobachtungen 673
Hervorrufung von Zellsaftvakuolen 675
Vakuolschicht der normalen Zellsaftvakuolen mikroskopisch unsichtbar 676
Vakuolschicht anderer Vakuolen 677
5. Hypothetisches über Hautschicht und Vakuolschicht 677
Hautschicht und Vakuolschicht sind metabole, für bestimmte Leistungen umgestaltete Zytoplasmaschichten 677
6. Spirogyra crassa, Ergänzungen zu dem Vorhergehenden (Eigene Beobachtungen) 678
a) Der Bau des Protoplasten 678
Untersuchungsmethoden 678
Beobachtungen 679
b) Die Plasmolyse 681
Beobachtungen bei der Plasmolyse 681

X. Die alloplasmatischen Gebilde 685

1. Allgemeines 685
Protoplasmatische Organe 685
Alloplasmatische Organe 685
Ergastische Gebilde: Einschlüsse und Ausscheidungen des Protoplasten 685
2. Die alloplasmatische Muskelfibrille 687
a) Untersuchungen über die Muskelzellen des Retraktormuskels der großen Tentakel von Helix pomatia (Eigene Untersuchungen) . . 687
Der ausgestreckte Muskel 688
Der Bau der ausgestreckten Muskelzelle 690
Muskelzellen der kontrahierten Muskeln 694
Verhalten des kontrahierten Muskels zu destilliertem Wasser . . 696
Resultate 698
b) Allgemeines über die glatte Muskelzelle mit besonderer Berücksichtigung der Literatur 700
Die Innervation der glatten Muskelzelle 707
c) Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfibrillen 709
Die Muskelfibrillen entstehen im Zytoplasma 709
Die Entwicklung der glatten Muskelfibrillen 710
Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfibrillen 711
d) Die quergestreifte Muskelfibrille und ihre Struktur 720
Bau der Einzelfibrille 721
Der Z-Streifen 727
Der J-Streifen 728
Der Q-Streifen 729
e) Die quergestreifte Muskelzelle der Flügelmuskeln von Bombus terrester (Beobachtungen von Dr. Janisch) 729
Einleitung 729
Fixierungs- und Färbungsmethoden 730
Beschreibung der Muskelzelle der Flügelmuskulatur der Hummel nach fixiertem Material 731
Allgemeine Übersicht 731
Einzelbeschreibung 731
Das Verhalten der Muskelzellen gegen destilliertes Wasser . . . 742
Ergebnisse der Untersuchungen Dr. Janischs 745
f) Allgemeines über die quergestreifte Muskelzelle 747
Einleitung 747
Die Innervation der quergestreiften Muskelzelle 748
Die Membran der Muskelzelle 748
Das Zytoplasma 749
Die Nervenendplatte 755
Die Kerne 757

Seite

Die Säulchen 758
Die Trophospongien 761
Die ergastischen Einschlüsse der Muskelzellen 764

g) Die Physiologie der quergestreiften Muskelzelle 771
Erregung des Zytoplasmas der Muskelzellen durch Nervenfasern 771
Erklärung der Wiederausstreckung des Muskels 773
Reizbarkeit der Muskelzelle 774
Elektrische Reize 775
Mechanische Reize 775
Thermische Reize 775
Chemische Reize 775
Reizbarkeit von Muskelzellen ohne Nerven 775
Wirkung von Giften auf die Muskelzelle 777
Geschwindigkeit der Muskelstreckung und Muskelkontraktion . 780
Theorien über die Muskelarbeit 781
Wärmebildung im Muskel, bei der Reizung auftretende Aktionsströme, allgemeine Chemie der Muskelzelle 781
Trophospongien 781
Ergastische Ante 782
h) Schluß der Besprechung der Muskelfibrille 782
Schriftenverzeichnis zu Kapitel VIII, IX und X. 783

XI. Die Chromatophoren (Plastiden) 793

1. Die Autoplasten (fehlt).
2. Die Leukoplasten (fehlt).

3. Die Chromoplasten 793
A. Allgemeines 793
Definition 793
Einleitung 793
Gewöhnliche Chromoplasten 794
Signalchromoplasten 794
Signalchromoplasten der Charen, Bryophyten und Equiseten 795
Entwicklungsstadien der Chromoplasten 795
B. Die Chromoplasten der Blüten und Früchte 796
a) Das Heranwachsen der Chromoplasten der Blüten und Früchte 796
b) Die Gestalt der Chromoplasten 797
Beispiele: Maxillaria triangularis 797
Strelitzia 800
Amsinckia 800
Tulipa Gesneriana 800
Narcissus Pseudo-Narcissus 800
Aloe verrucosa 800
Daucus Carota, gelbe Kulturform 801
Lonicera 802
C. Der Bau der Chromoplasten 803
a) Das Plastoplasma 803
b) Die Einschlüsse 803
Tropfen von Autoplastensekret 804
Beispiele 804
Farbstoffkristalle, Eiweißkristalle, Stärkekörner 805
Beispiele, auch für Kombinationen 806

4. Die Bewegung der Plastiden 807
A. Die Bewegung der Plastiden in der Zelle 807
Historisches 807
Autoplasten und ihre Bewegung im Licht 808
Allgemeines 808
Art und Weise, wie das Zytoplasma die Autoplasten in die für die Assimilation günstige Lichtlage schiebt 810
A. Zellen einkernig, selbstbeweglich und die Autoplasten durch die Bewegung der ganzen Zelle in passende Beleuchtung tragend 810

Seite

B. Einkernige Zellen zu Zellfäden zusammengestellt. Zellen im Lichte passiv beweglich durch die Wasserbewegung. Autoplasten durch die aktive Zytoplasmabewegung nicht bewegt. Ulothrix 810
C. Einkernige Zellen, zu Fäden verbunden, mit einem plattenförmigen, grünen Autoplasten. Autoplastenplatte an Ort und Stelle um ihre Längsachse gedreht werdend. Mesocarpus 810
D. Einzelzelle mit einem Zellkern, der in der Mitte der Zelle an Zytoplasmafäden aufgehängt ist. Viele kleine, grünbraune Autoplasten, die sich nicht „individuell phototaktisch, sondern einheitlich kollektiv" verhalten, im Gegensatz zu den Chromatophoren der meisten übrigenPflanzen. Biddulphia 810
E. Viele körnige Autoplasten zusammenliegend, einzeln und zusammen unbeweglich. Chara 811
F. Viele körnige Autoplasten in der Zelle, in seltenen Fällen auch wenige oder ein Autoplast in der Zelle. Jeder einzelne Autoplast ist von einer Hülle metabolen Zytoplasmas umgeben, welches mit dem Autoplasten beweglich ist . . . 811
Die Leuko- und Chromoplasten und ihre Bewegung im Licht 812
Die Bewegung der Autoplasten im Dunkeln 812
B. Gibt es eine Eigenbewegung der Chromatophoren? 813
C. Das die stets optisch nackten Chromatophoren umgebende Zytoplasma 815
Metaboles Zytoplasma 815
Zusammenhang der „Hülle" der Chromatophoren mit dem übrigen metabolen Zytoplasma 816
Auffassungen verschiedener Forscher 816
D. Die Ortsbewegungen der Plastiden im Protoplasma werden durch das Zytoplasma bewirkt 819
Allgemeines 819
Bedingungen der Autoplastenverlagerung 819
Licht 819
Temperatur 820
Historisches 820
Alle Bewegungen der Plastiden werden durch das Zytoplasma besorgt 821
Aufzuklärende Fälle 823
Schriftenverzeichnis zu Kapitel XI 824

VIII. Die Bewegung des Zytoplasmas.

1. Die gleichmäßige Verteilung der motorischen Energie im Zytoplasma.

In Kapitel VII des I. Teils dieses Buches lernten wir die Tatsache kennen, daß das Zytoplasma im allgemeinen optisch und physiologisch homogen ist. Jetzt wollen wir vorerst besonders zeigen, daß auch die motorische Energie, welche die Zytoplasmabewegung bewirkt, homogen im Zytoplasma verteilt ist.

Zuerst ist für diesen Satz die Tatsache anzuführen, daß durch Plasmolyse isolierte Zytoplasmastücke einer Zelle Zytoplasmaströmungen zeigen (Pfeffer 1891, S. 279) und daß isolierte (kernlose) Zytoplasmastücke Strömungen aufweisen (Schultz 1915, S. 232) und Pseudopodien bilden können. (Verworn, Psycho-physische Protisten-Studien, Jena 1889, und Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma; Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 17, 1889). Also in jedem isolierten Stückchen des Zytoplasmas können Plasmaströmungen auftreten, diese sind nicht abhängig von Wirkungen des Kernes, sondern von dem Wirken der ganzen Protoplastenmaschine.

Weiter aber wird der Satz mit Sicherheit bewiesen durch die Tatsachen, welche zeigen, daß jede kleinste Partie des Zytoplasmas imstande ist, ergastische Ante in Bewegung zu versetzen.

Das Zytoplasma ist eine im wesentlichen optisch homogene Flüssigkeit. Wir können also Bewegungen in ihm nur erkennen, wenn in ihm einzelne Stellen dichter werden, wie es, wie wir später sehen werden, bei metaboler Veränderung des Zytoplasmas geschehen kann, oder, wenn durch das sich bewegende Zytoplasma in ihm liegende ergastische Ante oder Organe verschoben wurden.

Hauptsächlich an der Bewegung in dem Zytoplasma liegender ergastischer Ante, manchmal auch an der Bewegung von an dem Zytoplasma hängenden zellfremden Partikelchen (siehe z. B. Rhumbler, 1905, S. 11, über die Fontänenströme von Amoeba blattae) wurden die Zytoplasmabewegungen erkannt.

Man sieht nun zuerst, daß in ganz kleinen Bereichen des Zytoplasmas Körnchen ganz kurzbahnige, nach wechselnden Richtungen zitternde Bewegungen ausführen, die zeigen, daß das Zytoplasma in kleinstem Bereich ganz wechselnde Anstöße zur Bewegung erteilen kann.

Es sind das Bewegungen, die man nach Vorgang von Nägeli (Pflanzenphysiolog. Unters. 1855, Heft 1, S. 49) wohl Glitschbewegungen, die Wiegand (1885, S. 183) Digressionsbewegungen nannte. Wiegand sagt: „Digressionsbewegungen nenne ich es mit

Beziehung auf das regellose Hin- und Herschreiten der Körnchen, worin die innere Bewegung des Plasmas sich dem Auge äußerlich darbietet".

Nägeli (1860, S. 87) sagt: „Bei der Glitschbewegung sind die bewegenden Kräfte in noch viel geringerer Menge in einer Zelle tätig, und infolge von viel größerer Zersplitterung so verteilt, daß auf jedem kleinsten Raum eigentümliche Bewegungen auftreten". Solche regellose Bewegungen beschreibt auch Berthold (1886) und Dehnecke (1881, S. 19).

Außer solchen kurzbahnigen Bewegungen der Körnchen beweisen auch die sich scheinbar selbständig in strömendem Zytoplasma gegen den Strom bewegenden ergastischen Ante die Existenz der motorischen Energie im kleinsten Partikel des Zytoplasmas.

Max Schulze (1863, S. 64) sagt von den Pseudopodien der Polythalamien: „Diese Bewegung der Grundsubstanz ist an größeren Abteilungen derselben direkt zu beobachten. Nichts widerspricht der Annahme, daß diese sich bewegenden Abteilungen der Grundsubstanz bis zu minimaler Größe herabsinken, in welchem Falle sie nur ein einziges oder oft auch gar kein Körnchen enthalten. So erklärt es sich, daß dicht nebeneinander liegende Körnchen eine verschieden schnelle und verschieden gerichtete Bewegung zeigen."

Velten (1873, S. 83) schreibt: „Eine Eigentümlichkeit der Rotationsströmung ist die, daß das Plasma sich in sich selbst zurücklaufenden Bahnen bewegt, daß aber einzelne Partikelchen ein kleines Stück zurücklaufen, dem allgemeinen Strom entgegenlaufen, um dann wieder vorwärts zu gehen, die Teilchen werden wie hin und her gezerrt".

Rhumbler (1909, S. 255): „Die Körnchenbewegung kommt dadurch zustande, daß die Körnchen von dem fließenden Plasma erstens: passiv mitgenommen werden (Meyer: was selbstverständlich bei diesen ergastischen Anten stets der Fall ist) und daß außerdem aber zweitens: die Körnchen, wenigstens zeitweilig, eine eigentümliche Eigenbewegung ausführen. Die einzelnen Körperchen sind nämlich nicht an die Schnelligkeit der Strombahn, in der sie liegen, unabänderlich gebunden, sondern sie vermögen sich innerhalb des Stromes gegenseitig zu überholen und mit einer gewissen Selbständigkeit so zueinander zu verschieben, daß ihre verschiedene Schnelligkeit unbedingt nicht allein einer verschiedengradigen Reibung durch ungleiche Positionen im Strom — zugeschrieben werden kann." Ganz ähnliches sagt F. Schaudinn (Untersuchungen an Foraminiferen I, Calcituba polymorpha; Zeitschr. f. wiss. Zool. 59, 1895,

Heidenhain (1897, S. 17) beschreibt folgendes für Cucurbita-Haare: „Erstlich sieht man in ganz dünnen Plasmafäden Körnchen in entgegengesetzter Richtung dahintreiben, wobei sie häufig sich zu berühren scheinen, wenn sie aneinander vorbeikommen. — Ferner sehe ich in derberen Plasmasträngen — wiederum ohne Interkurrenz indifferenter Zonen — sehr häufig vielfache hin und wieder gerichtete Ströme. — Ebenso kann man nicht selten beobachten, daß einzelne Körnchen direkt gegen den „Strom" schwimmen und durch eine größere Menge ihnen entgegen-

kommender Körnchen hindurchwandern.“ — Auch Hofmeister's (1867, S. 36) Angaben gehören hierher.

Wir können also nach dem, was von so verschiedenen Beobachtern gesehen wurde, und was man übrigens leicht bei eigner Beobachtung bestätigt findet, nicht zweifeln, daß die motorische Energie wesentlich gleichmäßig im Zytoplasma verteilt ist.

Wenn man nun weiter die verschiedenen Arten der Körnchenbewegungen, welche das Zytoplasma zeigen kann, vergleicht, so kommt man ferner zu dem Satz: „Die Digressionsbewegung ist der Ausgangspunkt einer kontinuierlich ineinander übergehenden Reihe von Bewegungsformen, die in der Rotationsströmung ihren Abschluß findet.“

Ob es pflanzliche und tierische Zellen gibt, in welchen in einem Zeitpunkt alle ergastischen Ante eines Protoplasten in absoluter Ruhe sind, ist nicht untersucht. Wahrscheinlich liegen überall in sehr zähflüssigem Zytoplasma die Ante verhältnismäßig still, während sich im flüssigen Zytoplasma auch jüngster Pflanzenzellen und tierischer Zellen deutlich Bewegungen einzelner Ante nachweisen lassen werden.

Pfeffer (1881, S. 379) sagt: „Nur um relative Ruhe handelt es sich aber überall im Körper des lebenstätigen Protoplasmas —.“

Die Bewegungsfähigkeit ist eine wichtige und allgemeine Fähigkeit des Zytoplasmas. Es ist zu erwarten, daß im Zytoplasma aller Zellen, auch der zellsaftfreien Protoplasten der Metazoen, Bewegungen stattfinden.

Went (1888, S. 745) fand, daß schon in den allerjüngsten Zellen der Angiospermen Zytoplasmabewegung zu finden ist, die sich durch Veränderung der Gestalt der Zellsaftvakuolen erkennen ließ.

Leicht zu beobachtende Körnchenbewegungen stellen sich bei Pflanzenzellen aber erst ein, wenn im Protoplasten Zellsaftante entstehen, also auch wahrscheinlich das Zytoplasma wasserreicher wird. Es kann dann die Bewegung sofort beginnen und es können sofort hintereinander ohne äußere Reizursache alle Bewegungsarten auftreten (z. B. bei Chara), oder die Bewegung kann sich nur dann auffällig entwickeln, wenn der Protoplast (z. B. durch Verletzung des Gewebes) gereizt wird.

Dann treten also zuerst Digressionsbewegungen der Ante auf, aus denen sich durch Übergänge hindurch Zirkulationsbewegung, schließlich Rotationsbewegung entwickelt. Zu der mitgeteilten Auffassung sind alle Forscher, welche sich eingehend mit den Zytoplasmabewegungen beschäftigen, gelangt. Einige Aussprüche solcher Forscher mögen mitgeteilt sein.

Nägeli (1860, S. 87) schreibt schon: „Für jetzt ist es mir nicht unwahrscheinlich, daß die 4 Arten der Bewegung (Rotation, die verzweigte fadenförmige Strömung, die Glitsch- und die Tanzbewegung) auch von analogen Ursachen bedingt werden.“ Und von dem Übergang der Glitschbewegung in die Strömung sagt er (S. 86): „Wenn andrerseits nicht jede Inhaltspartikel eigentümliche Bewegungen ausführen, und wenn die nämliche Bewegung nicht bloß auf mehrere, sondern auf viele sich ausdehnt, wenn auch noch ver-

bindendes Protoplasma mit fortgeführt wird, so geht die Glitschbewegung in die Strömung über."

W. Velten (1872, S. 652): „Hebt man durch irgendeinen Reiz die Normalstellung der Chlorophyllkörner in den Blattzellen der Elodea canadensis z. B. auf, so treten, nachdem vorher vollkommene Ruhe im Plasma herrschte, sukzessiv verschiedene Bewegungsarten auf; zuerst beginnen die Körnchen und Plasmateile hin- und herzuglitschen, dann tritt nach und nach Zirkulation ein; endlich Rotation; —."

Wigand (1885, S. 183): „Aus diesem allen ergibt sich als unzweifelhaft, daß wir es bei der Digressionsbewegung lediglich mit einer Modifikation der Plasmaströmung, und zwar einer Vorstufe der letzteren zu tun haben."

Auch Berthold (1886, S. 119) betont, daß die verschiedenen Bewegungsarten in einer und derselben Zelle oft der Reihe nach aufeinander folgen können (Trianea bogotensis, Elodea).

Hauptfleisch (1892, S. 175): „Man kann häufig den Übergang vom scheinbaren Stillstand zur Glitschbewegung, von dieser zur Zirkulation und von dieser bis zu der die Zelle in einem geschlossenen Strom umkreisenden Rotation konstatieren."

2. Hypothetisches über die Mechanik der Zytoplasmabewegung.

Historisches.

Seit der Entdeckung der Rotationsströmung der Charazellen durch Corti im Jahre 1774 sind die verschiedenartigsten Versuche zur Erklärung der Mechanik der Zytoplasmabewegung gemacht worden. Sehen wir von den primitiveren Erklärungsversuchen von Dutrochet, de Candolle und C. H. Schultz, auch de Jussieu, Meyer, Raspail, Treviranus, Zenker, Leukart ab, so kommen wir zu einer Serie von Arbeiten, welche die elektrischen Vorgänge als Quelle der Bewegungen ansehen. Dazu gehören die von Amici (1818), Agardh (Laerebok II. Nov. Act. Ac. C. L. C. n. c. 13), Velten (1876), Fol (1878). Diese Anschauungen wurden vorzüglich durch die Versuche Reinke's (1882) widerlegt. Eine große Anzahl von Forschern sah in der Kontraktilität des Plasmas, die vorzüglich entweder in einer peripheren Schicht oder in Fasern eines Gerüstwerkes des Zytoplasmas tätig gedacht wurde, den Grund für alle Bewegungserscheinungen. Hier sind vorzüglich zu nennen M. Schultze (1863), Reichert, Brücke (1862), Cienkowsky (1863), de Bary (1862, 1864), Kühne (1864), Schleicher (1879), Klein (1879), Reinke und Rodewald, von Beneden, List, Carnoy (1884), Marshall (1887), Fabre, Ballowitz, Boveri, Rabl (1889).

Abgesehen von der Unklarheit des Begriffes Kontraktilität nahm auch die Unstimmigkeit mit verschiedenen Tatsachen diesen Hypothesen ihre Beweiskraft. Angeregt hauptsächlich durch Berthold's (1886) und Quincke's (1888) Arbeit machten nun weiter eine Anzahl von Forschern Oberflächenkräfte für alle Bewegungserscheinungen des Zytoplasmas verantwortlich. Dahin gehören vorzüglich Bütschli (1892), Verworn (1892), Jensen (1901, 1902, 1912), Rhumbler (1898, 1905. 1905a, 1909), Bernstein (1902). Die

hauptsächlich mit Oberflächenkräften operierende Theorie genießt wohl augenblicklich das größte Ansehen, sodaß Jensen (1912, S. 1070) sagen darf: „Theorien der Protoplasmabewegung. Von solchen kommt ernstlich nur eine in Betracht, die als ‚Oberflächenkräfte-Theorie' bezeichnet sei. Sie wird von der überwiegenden Mehrzahl der Forscher auf diesem Gebiete — vertreten, freilich in einigen verschiedenen Modifikationen; auch wollen sie manche Forscher nur im Prinzip anerkennen, ohne ihr schon eine Anwendung auf die verschiedenen Erscheinungsweisen der Protoplasmabewegung zu gestatten."

Die Vertreter der „Oberflächenspannungstheorie" suchen zu beweisen, daß die Gestaltsveränderungen, die lokomotorischen Bewegungen und die Strömungserscheinungen der Protoplasten hauptsächlich auf die Wirkung von Oberflächenkräften (Näheres über deren Art bei Jensen [1912, S. 1070] und Rhumbler [1905, S. 33]) und deren örtlichen Änderungen zurückzuführen seien. Sie legen dabei besonderen Wert auf die Nachahmung der Protoplastenbewegungen an toten Flüssigkeiten, doch sagt Rhumbler (1909, S. 5) selbst von diesen Nachahmungsversuchen ganz richtig: „Es kann sich hierbei ganz selbstverständlich nur um Analogiemodelle handeln, die einzig und allein für die mechanische Seite der Probleme in Betracht kommen und hier allerdings einen nicht unwichtigen Prüfstein für die Möglichkeit einer mechanischen Theorie abgeben können." (Siehe auch Rhumbler 1905, S. 38.) Soweit es sich um Amöbenbewegung und Pseudopodienbildung handelt, gelingt es den Autoren meist gut, einleuchtend zu machen, daß diese nach ihren Theorien zustande kommen könnten, weniger plausibel wirken ihre Auseinandersetzungen über das Zustandekommen innerer Plasmaströmungen. Selbstverständlich müssen die Autoren auch innere Ursachen, welche den Wechsel der Oberflächenspannungen usw. bewirken, annehmen. Jensen (1912, S. 1076) sagt: „Von größter Wichtigkeit ist natürlich die Frage, auf welche Weise der Oberflächendruck bald vermindert, bald wieder erhöht wird." Daß diese Weise eine sehr komplizierte, durch die Maschinenstruktur des Protoplasten bedingte sein müßte, ist selbstverständlich, da diese inneren Ursachen „vorteilhaft" geleitet sind. Verworn (1892, S. 51 u. f.) und Jensen (1901 u. 1902, S. 30) haben auf die von Jensen gestellte Frage eine Antwort zu geben versucht. Eine Besprechung der Anschauungen findet man bei Biedermann (1909). Man beachte auch Jennings (1904). Auf die Vorstellung von Ewart (1903, S. 122) und die Bemerkung von Hörmann (1898, S. 26) will ich nur hinweisen.

Wenn wir wissen, daß die Zytoplasmabewegungen durch homogen im Zytoplasma verteilte motorische Energie veranlaßt werden, so müssen wir die Oberflächenspannungstheorien als nicht mit der Wirklichkeit übereinstimmende Theorien ansehen.

Von den Theorien, welche gleichmäßig im Zytoplasma verteilte Kräfte als Bewegungsagens ansehen, brauchen wir die älteren mit Kontraktion und die mit elektrischen Vorgängen arbeitenden nicht zu berücksichtigen, und dann sind es nur die Theorien von Hofmeister und von Engelmann, welche wir noch vorführen müssen.

Hofmeister (Flora 1865, S. 11) sagt über seine Theorie folgendes: „Nehmen wir an, bewegliches Protoplasma sei aus (mikroskopisch nicht wahrnehmbaren) Partikeln verschiedener und veränderlicher Imbibitionsfähigkeit für Wasser zusammengesetzt, welche von Wasserhüllen umgeben sind, so wird, wenn in einer Reihe solcher Partikel die Zu- und Abnahme der Imbibitionsfähigkeit nach bestimmter Richtung hin stetig fortschreitet, das von den an Imbibitionsfähigkeit abnehmenden Teilchen ausgestoßene Wasser von den an Imbibitionsfähigkeit zunehmenden an sich gerissen, somit in Bewegung gesetzt werden. Da ferner das Eindringen des Wassers in diese letzteren Partikel von der einen Seite her vorzugsweise begünstigt ist, können bei gleicher Richtung dieser Seiten die Bewegungen auf weite Strecken hin, selbst durch ganze Protoplasmamassen hindurch parallel laufende werden und bleiben." Ausführlicher auch Hofmeister (1867, S. 63 u. f.).

Auch Engelmann's Theorie lernen wir am besten direkt aus dessen Worten kennen. Er sagt (1879, S. 374): „Als Ausgangspunkt für eine nähere Zergliederung der Protoplasmabewegung diene die anerkannte Wahrheit, daß jedes kleinste mikroskopisch noch unterscheidbare Teilchen einer jeden kontraktilen Protoplasmamasse die Fähigkeit zur selbständigen Bewegung besitzt. Den Beweis hierfür liefern die Form- und Lageänderungen, welche an jedem Punkte einer beliebigen, übrigens ruhenden protoplasmatischen Masse wie auch an künstlich isolierten kleinsten Protoplasmapartikelchen spontan oder infolge künstlicher Reizung auftreten können.

Hieraus ergibt sich als nächste und wie ich glaube natürlichste Folgerung die Vorstellung, daß das Protoplasma ein Aggregat kleinster kontraktiler, reizbarer Formelemente und seine Gesamtbewegung das Resultat der Formänderungen dieser kleinsten Elemente sei. Wesen und Ursache der Formänderungen der letzteren bleiben hierbei vorläufig dahingestellt.

Da kein Grund vorhanden ist, die kleinsten noch mikroskopisch unterscheidbaren Protoplasmapartikelchen bereits für die kontraktilen Elemente zu halten, wird man sich letztere im allgemeinen noch kleiner, von molekularen Dimensionen denken müssen. — In betreff ihrer Form ist konsequenterweise anzunehmen, daß sie im maximal erregten Zustand eine kugelige oder der Kugel möglichst genäherte, im ruhenden eine gestreckte, meist wohl faserähnliche sei. Der Grund für erstere Annahme liegt darin, daß auch die kleinsten der Wahrnehmung noch zugänglichen Protoplasmateilchen infolge künstlicher Reizung kugelförmig zu werden suchen, falls sie nicht schon zuvor kugelig waren. Für letzteres spricht einmal die Tatsache, daß kleinste kugelig kontrahierte Protoplasmateilchen nach Aufhören der Reizung häufig eine gestreckte, selbst äußerst schlanke (Faser-)Form (Pseudopodien u. a.) annehmen.

Zweitens zeigt ruhendes hyalines Protoplasma, wie früher beschrieben, nicht selten eine Zerklüftung in äußerst feine Fibrillen. Drittens haben die kleinsten unterscheidbaren Formelemente anderer kontraktiler Gebilde (der Flimmerorgane, Myophane, Muskelfasern) im Ruhezustand sämtlich eine langgestreckte Form.

Die mechanischen Leistungen namentlich nackter Protoplasten lehren, daß die Formänderungen, speziell die Verkürzung der kontraktilen Elemente, mit einer Kraft geschehen müssen, welche im allgemeinen jedenfalls die Kraft erheblich überragt, mit welcher die Elemente, falls sie flüssig wären, der Kugelform zustreben würden.

Der Kürze halber mögen im folgenden die hypothetischen kontraktilen Elemente „Inotagmen" genannt werden, womit angedeutet werden soll, daß in ihnen die Kraft erzeugt wird, welche zur Kontraktion Veranlassung gibt und daß man sie sich als Molekülverbindungen (Tagmen, Pfeffer) vorzustellen hat. — Sehr wahrscheinlich sind alle Inotagmen positiv einaxig doppelbrechend, da die Kontraktilität allgemein an das Vorkommen positiv einaxiger Teilchen gebunden zu sein scheint (Kontraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiologie 11, 1875).

Die aktiven und die passiven Bewegungserscheinungen des Protoplasmas zwingen nun weiter zu der Annahme, daß die Inotagmen des Protoplasmas — im allgemeinen sehr leicht und in allen Richtungen gegeneinander verschiebbar zusammengefügt sind —.

Als Grund der großen Verschiebbarkeit der Protoplasmateilchen darf — wesentlich die verhältnismäßig bedeutende Menge des zwischen den Inotagmen und Inotagmengruppen befindlichen Imbibitionswasser betrachtet werden. —"

S. 379. „Da nun eine allgemeine Regel ist, daß anisodiametrische, doppelbrechende organisierte tierische und pflanzliche Gebilde, gleichviel ob lebend oder tot, bei Wasseraufnahme (Quellung) sich mit oft sehr großer Kraft und immer in der Richtung der optischen Achse zu verkürzen streben, ist es erlaubt als nächste Ursache für die Formänderung der Inotagmen des Protoplasma (wie der der anderen kontraktilen Substanz) Änderungen ihres Wassergehaltes anzunehmen, das Wesen der Kontraktion also in einem eigentümlichen Quellungsvorgang zu erblicken."

Hofmeister's Hypothese ist keiner genauen Prüfung auf Anwendungsfähigkeit in Hinblick auf bestimmte Objekte unterzogen worden. Es fehlt ihr auch die Grundlage einer allgemeinen Theorie über den Bau der Protoplastenmaschine, welche die Annahme ihre Imbibitionsfähigkeit wechselnder Teilchen gestattet.

Engelmann's Theorie soll hauptsächlich von den Erfahrungen an den Muskelzellen ausgehend, eine Anzahl ganz verschiedenartiger Bewegungsformen erklären. Engelmann glaubte noch 1906 mit seiner Theorie sowohl die Muskelkontraktion als auch die Zytoplasmaströmungen erklären zu können. Er sagt (1906, S. 715): „Wenn ich die Forderung stellte (1873, S. 181) — und noch stelle —, daß jede Theorie der Muskelkontraktion auch Anwendung finden müsse auf die Bewegung des ungeformten Protoplasmas, da zwischen beiden allmähliche Übergänge vorkommen." Er schränkt dann aber die Vorstellung von der Wirksamkeit seiner Inotagmen bei der Zytoplasmabewegung so ein, daß von dieser Wirksamkeit wenig übrigbleibt (siehe dazu Biedermann, 1909, S. 43).

Für die Erforschung der Gebilde, welche typische Kontraktionserscheinungen zeigen (z. B. Muskelfibrillen, Bindegewebsfibrillen, Sehnenfasern), hat Engelmann's Hypothese einen guten

heuristischen Wert. Sie ist eine „Adhochypothese“, die gedachten Maschinenelementen des Zytoplasmas Eigenschaften beilegt, welche nur zur Erklärung einer Eigenschaft des Zytoplasmas, „der Kontraktilität“, dienen sollen, ohne Berücksichtigung des Zusammenhangs der gedachten Elemente mit der Gesamtarbeit der Zellmaschine.

3. Meine Hypothese.

Eine Hypothese der Zytoplasmabewegung muß im Einklang mit den Tatsachen und Anschauungen stehen: „Das Zytoplasma ist eine optisch und physiologisch homogene wässerige Lösung von Molekülen und Vitülen, welche (samt den Wassermolekülen) zusammenarbeitend die maschinellen Leistungen des Zytoplasmas ausführen.“ In der wässerigen Lösung „Zytoplasma“, welche zum großen Teil aus Molekülen besteht, müssen nun diese nach der kinetischen Molekulartheorie in fortwährender Bewegung begriffen sein, deren Energie, unabhängig von ihrer speziellen Natur, proportional der absoluten Temperatur zunimmt. Infolge dieser Molekularbewegung beobachten wir an in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Anten, welche im Maximum etwa 0,5 μ groß sein dürfen, die sogenannte Brownsche Bewegung, welche mit abnehmender Antengröße zunimmt, mit zunehmender Zähigkeit der Flüssigkeit, in welcher sie suspendiert sind, abnimmt und nur von der Temperatur, nicht von Licht, Elektrizität usw. beeinflußt wird, und zwar so, daß sie bei steigender Temperatur zunimmt. Solche Brownschen Bewegungen können wir auch an ergastischen Anten im Zytoplasma beobachten, wenn die dazu nötigen Bedingungen erfüllt sind (und keine maschinellen Einflüsse im Protoplasten störend eingreifen).

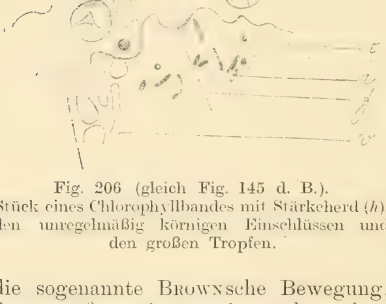


Fig. 206 (gleich Fig. 145 d. B.). Stück eines Chlorophyllbandes mit Stärkeherd (*h*), den unregelmäßig körnigen Einschlüssen und den großen Tropfen.

Als ein gutes Beispiel für solche Brownsche Bewegung im Zytoplasma kann ich die Bewegung gewisser Öltröpfchen von Spirogyra vorführen. Betrachtet man eine Zelle eines gesunden Spirogyrafadens bei stärkster Vergrößerung, die Oberfläche der Zelle ins Auge fassend, und stellt man scharf auf die Region zwischen Membran und Chloroplasten ein, so sieht man oben außerhalb der Chloroplasten Öltröpfchen von ungefähr 0,5 μ in normaler Brownscher Bewegung (Fig. 206, die drei auf dem Chloroplasten liegenden Tröpfchen). Stellt man etwas tiefer ungefähr auf die Ränder der Chloroplasten ein, so bemerkt man im Zytoplasmabelag farblose, schwach lichtbrechende Ante von mattem Aussehen

(Allinante, Fig. 206a), in verschiedenartigster, auch innen unter den Chloroplasten hinziehender wechselnder Bewegung. Manchmal gleicht die Bewegung dieser kleinen Ante der Brownschen wimmelnden Bewegung, manchmal folgen verschiedene einzelne Ante gesondert verschieden gerichteten, geradlinigen Bahnen, manchmal folgen mehrere oder viele einer gleichen Bahn im homogenen Sehfeld, und manchmal treten zartere strömende Stränge optisch dichteren Zytoplasmas in Erscheinung, welche zahlreiche Allinante führen. Die Ströme laufen alle, mehr oder weniger direkt, quer zu den Chloroplasten, von einem Chloroplasten zum andern.

Die Öltröpfchen, welche die Brown'sche Bewegung zeigen, werden nur selten, wenn sie zwischen den Chloroplasten liegen und zu tief geraten, in diese Bewegungen hineingerissen.

Die Öltröpfchen liegen bestimmt im Zytoplasma. Man kann sich hiervon dadurch überzeugen, daß man mit einer 8proz. Traubenzuckerlösung die Zelle plasmolysiert. Zieht sich der Protoplast dann glatt von der Membran zurück und zusammen, so sieht man die Öltröpfchen im peripheren Zytoplasma in Bewegung. Übrigens dauert auch die Bewegung der Allinante an. Tritt der Fall ein, daß Reste des peripheren Zytoplasmas an der Membran haften bleiben, so kann man auch in diesen die sich bewegenden Öltröpfchen finden. Meine Hypothese ist nun, daß alle strömende Bewegung des Zytoplasmas, welche sich durch die strömende Bewegung der kleinen Ante oder der übrigen Organe des Protoplasten verrät, durch eine Ordnung der Wärmebewegung von Molekülen des Zytoplasmas zustande kommt. Jedes mit Eigenbewegung begabte Molekül des Zytoplasmas müßte sich, wenn das Zytoplasma sich wie eine gewöhnliche Flüssigkeit verhielte, in einer Zickzackbahn bewegen, weil es sich nur so lange geradlinig bewegen kann, als es nicht mit einem anderen Molekül zusammenstößt, von welchem Zusammentreffen an es eine andere geradlinige Wegstrecke durchläuft.

Wenn nun aber in der Zelle eine Einrichtung vorhanden ist, welche die Bewegungsrichtung aller oder eines Teiles der Moleküle gleichsinnig macht, so daß ihre Bahnen parallel werden und sich nicht stören, so erhält man Ströme von Molekülen.

Als ich mit meinem Kollegen F. Richarz in Marburg über meine Theorie sprach, machte er mich auf folgende Bemerkung Helmholtz' (1903, S. 259), nach welcher dieser schon der Pflanze die Fähigkeit der Richtung der Wärmebewegung zutraut, aufmerksam.

„Es fragt sich aber, ob nicht anderweit in der Natur Mittel vorhanden sind, durch welche die Wärmebewegung geordnet werden kann. Vielleicht könnte eine genauere Untersuchung der geologischen Prozesse ergeben, daß in früheren Epochen der Erde Fälle vorgekommen sind, wo Bewegungen, die in Wärme übergeführt waren, wieder zurückverwandelt wurden. Namentlich aber knüpft sich ein Zweifel über die ausnahmslose Gültigkeit des Carnot'schen Satzes an die Struktur der organischen Körper. Diese ist eine

viel feinere als die von allen unorganischen Bildungen, welche wir herstellen können. Die in den tierischen und pflanzlichen Geweben vorhandenen porösen Membranen, Zellen und Zellennetze können möglicherweise Siebe enthalten, durch welche nur eine gewisse Art von Atomen durchgehen kann, während die anderen zurückgehalten werden. Solche „halbdurchlässige" Membranen sind anderweitig bekannt: sie sind imstande, die beiden Bestandteile eines Gemisches wieder voneinander zu trennen. Es wäre prinzipiell durchaus nicht unmöglich, daß in den organischen Körpern auch Membransiebe vorkämen, durch welche nur Atome, die in der einen Richtung sich bewegen, hindurchgehen können, während die Bewegungen nach der anderen Seite durch eine ventilartige Vorrichtung aufgehalten werden. Die Atome, die von der einen Seite an eine solche Membran stoßend hindurchgelassen werden, erteilen der jenseitigen Masse ein Bewegungsmoment in einer bestimmten Richtung und vermehren dasselbe fortdauernd; es geht nicht wieder verloren, da keine Atome ihnen entgegen durch die Membran zurückgehen können. Wenn dies der Fall wäre, so würde damit Wärmebewegung wieder geordnet und eine Durchbrechung des Carnot'schen Gesetzes möglich sein.

Allerdings ist eine solche Ordnung der Wärmebewegung noch nicht nachgewiesen; aber man hat doch etwas gefunden, was vielleicht eine sichtbare, direkte Folge der Wärmebewegung ist, die sogenannte Brown'sche Molekularbewegung. In den feinen Zellen der organischen Gewebe kann man erkennen, daß Partikelchen von äußerster Kleinheit, die an der Grenze unseres mikroskopischen Sehens liegen und die wir schon nicht mehr ganz deutlich unterscheiden können, sich unregelmäßig hin und her bewegen, und zwar um so lebhafter, je kleiner diese Teilchen sind. Diese müssen zwar noch sehr viel größer sein als die Atome, aber doch immerhin schon so klein, daß es denkbar wäre, daß die Atome mit ihren zum Teil außerordentlich großen Geschwindigkeiten gelegentlich auch einmal eine Gesamtwirkung hervorbringen, welche einem jener größeren Körperchen einen Anstoß geben, durch welchen es nach einer Richtung hinfliegt."

Physiologische Tatsachen will ich hier nicht in Beziehungen zu meiner Hypothese setzen, nur darauf will ich hinweisen, daß der große Einfluß, welchen die Temperatur auf die Geschwindigkeit der Zytoplasmabewegung ausübt und der relativ geringe Einfluß des Sauerstoffs auf die Zytoplasmabewegung in gutem Einklang mit der Hypothese steht. (Man beachte Chara und Jakob [1913]).

Welcher Mittel sich das Zytoplasma bedient, um die Bewegungsrichtung der Moleküle zu beeinflussen, weiß man nicht, doch spricht die Tatsache, daß die Richtung der Rotationsströme in den Zellen der Characeen, die Braun (1853) so eingehend untersuchte, erblich ist, dafür, daß die Vitüle, welche bei der Vererbung die größte Rolle spielen, bei der „für die Erhaltung der Zelle vorteilhaften" Richtung der Bewegung hauptsächlich beteiligt sind. Ebenso steht die Tatsache, daß lokal in jedem Punkt des Zytoplasmas Richtung der Moleküle erfolgen kann, für diese Leistung der in der Zytoplasmaflüssigkeit gelösten Vitüle.

Daß die Richtung der Bewegung aller Moleküle des Zytoplasmas einer Zelle nur erst lokal, allmählich nacheinander erfolgt, erkennt man aus dem Verlauf der Entstehung der Rotationsströme in der Zelle und daraus, daß in den Strömen und in ihrer Umgebung sich stets einzelne ergastische Ante finden, deren Bewegungsrichtung von der Richtung des Stromes abweichen.

Ist meine Vorstellung richtig, so ist zu erwarten, daß in einem Falle, in welchem der Protoplast in möglichst vorteilhafter Weise nur die rein molekular-physikalischen Kräfte zum Betriebe der Rotation benutzt, und diese Arbeit nicht durch vorteilhaft dirigierende Maschinenkräfte gestört wird, eine ungefähre Übereinstimmung zwischen der Abhängigkeit der Molekularbewegung von der Temperatur und der Abhängigkeit der Rotationsgeschwindigkeit von der Temperatur herrsche. Die Vergleichung dieser Abhängigkeiten haben ich und Herr Professor F. A. Schulze, welcher die Liebenswürdigkeit hatte, die Berechnungen auszuführen, vorgenommen. Die Pflanzen, deren Zellen den genannten Voraussetzungen voraussichtlich am meisten entsprechen konnten, waren die Charazeen. Leider haben wir über die Abhängigkeit der Rotation des Zytoplasmas dieser Gewächse bisher nur eine brauchbare Beobachtungsreihe, das ist die von Nägeli.

Nägeli ließ sich „eine Vorrichtung machen, welche es ermöglichte, auf die gleiche Charazelle unter dem Mikroskop beliebige Temperaturgrade einwirken zu lassen". Er untersuchte mit dieser Vorrichtung die Endzelle einer Kurzachse von *Nitella syncarpa* bei allmählich gesteigerter Temperatur und fand, daß bei 0° Stillstand eintrat, weiter aber 0.1 mm von den Inhaltsgebilden des Zytoplasmastroms durchlaufen wurde: bei 1° in 60 Sek., bei 2° in 47 Sek., bei 3,5° in 33 Sek., bei 5° in 24 Sek., bei 6° in 19 Sek., bei 7° in 15 Sek., bei 8° in 11,5 Sek., bei 9° in 9,5 Sek., bei 10° in 8 Sek., bei 11° in 7 Sek., bei 12° in 6,4 Sek., bei 14° in 5,4 Sek., bei 15° in 5 Sek., bei 16° in 4,6 Sek., bei 17° in 4,3 Sek., bei 18° in 4 Sek., bei 19° in 3,8 Sek., bei 20° in 3,6 Sek., bei 22° in 3,2 Sek., bei 24° in 2,8 Sek., bei 26° in 2,4 Sek., bei 28° in 2 Sek., bei 31° in 1,5 Sek., bei 34° in 1 Sek., bei 37° in 0,6 Sek.

Über 37° erlosch die Bewegung plötzlich. Nägeli sagt dann weiter: „Die mitgeteilten Zahlen sind Durchschnittswerte aus mehreren Messungen. Sie sollen bloß im allgemeinen ein Bild der Zunahme der Geschwindigkeit bei Steigerung der Temperatur geben, und machen durchaus nicht den Anspruch darauf, eine mathematisch richtige Progression darzustellen." Trotz dieser Salvierung können wir bei Nägeli doch annehmen, daß die mitgeteilten Zahlen die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Zytoplasmarotation einer Zelle von der Temperatur im großen und ganzen genügend genau angeben. Dabei müssen wir festhalten, daß nach Nägeli's Beobachtung die Geschwindigkeit der Rotation in den verschiedenen Internodialzellen einer Pflanze verschieden ist. „Sieben sukzessive Stammglieder von *Nitella hyalina* (F, G, H, I, K, L, M) zeigten folgende Verhältnisse:

	Länge in Mill.	Durchmesser in Mill.	Umfang in Mill.	Umlaufszeit in Sekunden	$^1/_{10}$ Mill. wird durchlaufen in Sekunden
F	14	0,27	28,8	2880	10
G	9	0,3	19	1330	7
H	7,5	0,27	15,7	628	4
I	6	0,24	12,6	315	2,5
K	3	0,2	6,4	173	2,7
L	0,8	0,18	2	88	4,4
M	0,3	0,17	0,94	66	7

Rechnen wir die Zahlen Nägeli's, welche wir oben mitteilten, so um, daß für jeden Grad die Strecke in Millimetern ersichtlich ist, welche in einer Sekunde durchlaufen wird, so erhalten wir:

In 1 Sekunde werden durchlaufen		In 1 Sekunde werden durchlaufen	
bei Grad Celsius	Mikromillimeter	bei Grad Celsius	Mikromillimeter
1	1,67	16	21,74
2	2,13	17	23,25
3,5	3,03	18	25,00
5	4,17	19	26,31
6	5,26	20	27,77
7	6,33	22	31,25
8	8,65	24	35,71
9,5	10,53	26	41,66
10	12,50	28	50,00
11	14,28	31	66,66
12	15,62	34	100,00
14	18,44	37	166,66
15	20,00		

Zwischen 5^0 und 20^0, den Temperaturgraden, von welchen man annehmen kann, daß sich bei ihnen die Zelle der Wasserpflanze in Temperaturverhältnissen befindet, an welche sie gut angepaßt ist, wächst bei Erhöhung der Temperatur um 1^0 der in 1 Sek., zurückgelegte Weg um ungefähr 1,65 μ; später wird die Steigerung der Geschwindigkeit bedeutend größer.

Aus den Gesetzen der Brown'schen Bewegung läßt sich nun folgende Formel für die Bewegungsgeschwindigkeit ableiten, wenn wir annehmen, daß auf der einen Seite des kugelförmigen Teilchens die ungeordnete Wärmebewegung der Moleküle der Flüssigkeit in gleichgerichtete, senkrecht auf den ganzen Querschnitt der Kugel auftreffende Bewegung umgesetzt wird, und zuletzt die Moleküle der Flüssigkeit bei dem Stoß ganz gehemmt werden. Sie gilt ferner dann, wenn alle Moleküle als stoßend angenommen werden.

$$v = 129 \cdot 10^5 \cdot \frac{s}{M} \, r \, \frac{\vartheta}{\varrho} \text{ Zentimeter in Sekunde.}$$

In dieser Formel bedeutet:

s Dichte der Flüssigkeit.
r Radius des kugelförmigen Teilchens.
ϑ Temperatur vom absoluten Nullpunkte gemessen (Zentigrade + 273).
ϱ Koeffizient der inneren Reibung der Flüssigkeit.

M Molekulargewicht der Substanz, deren Teilchen stoßen. Alles in Zentimeter, Gramm, Sekunde gemessen.

1. Wir ersehen also aus dieser Formel:
   a) Je größer ϑ ist, je größer wird v.
   b) Da ferner ϱ mit steigender Temperatur abnimmt, so wird die Strömungsgeschwindigkeit (v) mit steigender Temperatur nochmals zunehmen.
2. Die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Kugel vom Radius r in der strömenden Flüssigkeit bewegt, ist proportional dem Radius der Kugel, daher würden größere Kugeln schneller wandern.
3. Die Geschwindigkeit ist unabhängig von der Substanz (also auch Masse), aus welcher die Kugeln bestehen.
4. Je größer der Molekulargewicht der stoßenden Substanz ist, je kleiner wird v.

Vergleichen wir diese Resultate mit den bei der Zytoplasmabewegung von Chara vorliegenden Verhältnissen;

1. a) und b) treffen durchaus für die Zytoplasmabewegung zu.

Was den Satz 2 betrifft, so ist zu bemerken, daß er nur für kugelförmige Teile gilt. Ist das eine Teilchen eine Kugel, das andere ein Zylinder von kleinerem Querschnitt als die Kugel, so kann der Zylinder sich langsamer bewegen als die Kugel. In der Zelle liegt die Sache so:

Nägeli (1860, S. 64) sagt, große und kleine Körper strömten mit gleicher Geschwindigkeit, wenn sie sich in gleich schnell strömendem Zytoplasma befänden. In den Charazeenzellen ist aber die Zytoplasmaströmung in den verschiedenen Regionen einer Zelle nicht gleichartig. Nägeli beschreibt (S. 63) das Verhältnis und zeigt, daß die Rotationsströmung unter der chloroplastenführenden Wandschicht am schnellsten ist, und daß ihre Geschwindigkeit nach der Zellsaftvakuole zu mehr und mehr abnimmt, so daß z. B. in einem Falle die äußere Strömung $2^1/_2$mal schneller als die innere war. Es ist nun selbstverständlich, daß größere Körper tiefer in langsamer strömende Regionen hineinragen können, als ganz kleine, und daß dann die großen Körper im Nachteil sind gegenüber den kleinen. Dasselbe wird dadurch bewirkt, daß große Körper schneller absinken als kleine von gleichem spezifischem Gewicht. So mag es kommen, daß große und kleine Körper dem Beobachter sich gleichschnell zu bewegen scheinen. Jedenfalls muß die ganze Frage noch untersucht werden, denn es könnten in der Zelle noch andere Verhältnisse das Resultat trüben.

Was die absolute Geschwindigkeit der sich im strömenden Zytoplasma bewegenden Teile betrifft, so hängt diese also ab:

1. von der Größe der Zahl der gleichsinnig bewegten Moleküle gegenüber der Zahl der in unregelmäßiger Bewegung befindlichen Vitüle, Moleküle, besonders auch kolloid gelöster Partikel;
2. von der Größe der inneren Reibung des Zytoplasmas;

3. von der Größe des Molekulargewichtes der stoßenden Substanz und dem entsprechenden relativen Gewichte der kolloid gelösten Partikel und der Vitüle;
4. wachsende Dichte der Flüssigkeit erhöht die Geschwindigkeit.

Zu 1. Daß durchaus nicht alle Partikel des optisch homogenen Zytoplasmas in gerichteter Bewegung sind, ist bei der großen Verschiedenartigkeit der gelösten Stoffe wahrscheinlich: es werden nur bestimmte Arten der sehr mannigfaltigen kleinsten Teilchen in gerichtete Bewegung geraten. Die Momente, welche die Richtung der Teilchen bewirken, sind ja ebenso von dem Verdacht befreit, selbst gerichtet zu sein. Es wird also die Geschwindigkeit der Zytoplasmaströme dadurch eine relativ geringere werden.

Zu 2. Die innere Reibung des Zytoplasmas wird meist eine nicht unerhebliche sein, unter allen Umständen ist sie größer als die des Wassers. Wir wissen ja, daß durch hydrophilkolloide Substanzen die innere Reibung absolut und relativ sehr gesteigert wird. 1 % Gelatine erhöht z. B. die Viskosität des Wassers um etwa 29 %, während 1 % Rohrzucker nur um 2,45 % und 1 % Kochsalz nur um 1,6 % erhöhen (Höber, 1914, S. 307). Es rührt das anscheinend daher, daß die Partikel der hydrophilkolloidalen Lösung aus Lyosoltröpfchen bestehen. Daß die innere Reibung r sehr stark beeinflußt, zeigen folgende Tatsachen. Für Wasser und $r = 1\ \mu$ ist z. B. v bei $20^0 = 2{,}8$ Kilometer in 1 Sekunde. Berechnet man r für Rizinusöl (Koeffizient der inneren Reibung = 10,6, Molekulargewicht als 200 angenommen), so erhält man bei 20^0 $r = 19$ cm in 1 Sekunde.

Die Viskosität des strömenden Zytoplasmas wird aber wohl noch etwas höher sein als die des Rizinusöls.

3. Das Molekulargewicht vieler im Zytoplasma vorkommender Substanzen, vorzüglich der in hydrophilkolloidaler Lösung befindlichen, z. B. der Eiweißkörper, ist ein ungeheuer großes. Für die Eiweißkörper des Zytoplasmas darf man die Größe des Moleküls ungefähr auf 14000 ansetzen. Würden wir bei unserer Berechnung der Geschwindigkeit statt M = 200, M = 14000 setzen, so würde die Geschwindigkeit = 2,7 mm in 1 Sek. werden. Wir wissen aber nicht, die Bewegung welcher Moleküle die gerichtete ist und können deshalb nicht sagen, wie die Molekulargröße auf r in der Zelle wirkt.

4. Die Dichte des Zytoplasmas wird nicht erheblich größer sein als die des Wassers. Wir können also nur sagen, daß es nicht unverständlich ist, wenn die Geschwindigkeit der Zytoplasmaströmung eine verhältnismäßig geringe ist. Da es uns wesentlich auf die Beziehung zwischen Zytoplasmabewegung und Temperatur ankommt und der Wert $= \frac{s}{M}$ nicht merklich von der Temperatur abhängen kann, so können wir den Einfluß der Dichte auf das Ergebnis der Berechnung außer acht lassen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß wir nicht erwarten können, daß die absolute Geschwindigkeit, welche wir mittels unserer Formel errechnen, mit der an Chara beobachteten übereinstimme. Wohl aber wird, wenn meine Hypothese richtig ist, der

Verlauf der Kurven, welche 1. die Beziehung zwischen Temperatur und Geschwindigkeit der Zytoplasmaströmung von Chara und 2. der Temperatur und der errechneten Geschwindigkeit darstellen, übereinstimmen.

Maßgebend für den Verlauf der berechneten Kurve ist allein $\frac{\vartheta}{\varrho}$ unserer Formel, also auch die Abhängigkeit des Koeffizienten der inneren Reibung der unserer Berechnung zugrunde gelegten Flüssigkeit von der Temperatur.

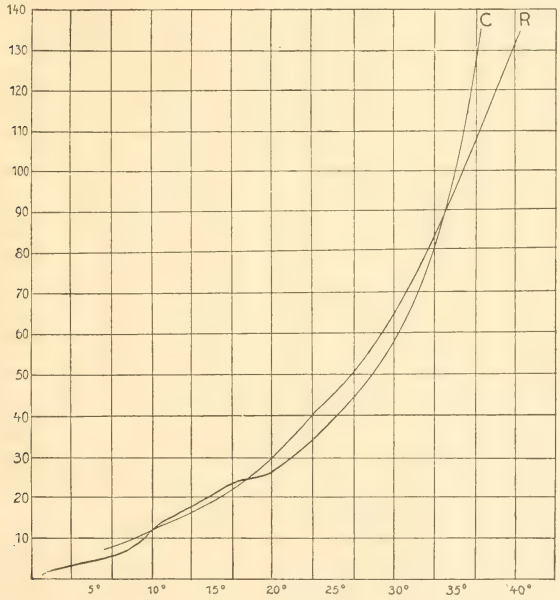


Fig. 207.

Wir mußten nun eine Flüssigkeit wählen, welche annähernd die Zähigkeit des flüssigen Zytoplasmas hat und konnten nur eine solche gebrauchen, von welcher der Koeffizient für die innere Reibung bei genügend verschiedenen Temperaturgraden bekannt ist. Eine solche Flüssigkeit ist das Rizinusöl (Landolt-Börnstein 1912). Übrigens würden wahrscheinlich ähnliche Kurven bei Benutzung anderer zähflüssiger Flüssigkeiten resultieren: für Glyzerin ist z. B. die Zähigkeit bei $2{,}8^0 = 42{,}2$, bei $20{,}9^0 = 7{,}8$.

ϱ besitzt nun für Rizinusöl bei den verschiedenen Temperaturen folgende Werte:

6,5 Grad = 32,95, 8,7 = 27,14, 9,9 = 24,46, 12,8 = 18,64, 13,6 = 17,15, 16,1 = 13,70, 19,6 = 10,27, 22,6 = 7,908, 24,8 = 6,592, 26,4 = 6,003, 28,4 = 5,026, 29,8 = 4,505, 31,9 = 3,940, 33,0 = 3,686, 35,8 = 3,010, 36,5 = 2,862, 38,3 = 2,549, 40,6 = 2,245.

Rizinusöl würde danach die folgenden Zahlen für den Ausdruck $\frac{\delta}{\varrho}$ liefern:

8,452, 10,38, 11,57, 15,44, 16,71, 21,10, 28,49, 37,38, 45,18, 49,88, 59,97, 67,21, 77,34, 83,02, 102,6, 109,5, 122,1, 139,7.

Tragen wir als Abszissen die Celsiustemperatur und als Ordinaten die Werte $\frac{\vartheta}{\varrho}$ ein, so erhalten wir eine Kurve (R Textfigur), welche, wie man sieht, in ihrem Verlauf sehr ähnlich ist der Kurve C, die man erhält, wenn man die Zahlen der Messungen Nägeli's in Mikromillimetern pro sc. ebenfalls als Funktion der Temperatur einträgt.

Die Kurve C drückt die Beziehung zwischen Temperatur und Geschwindigkeit der Zytoplasmabewegung von Chara, die Kurve R die Beziehung zwischen Temperatur und der Geschwindigkeit der gerichteten Wärmebewegung der Moleküle aus. Dieses Resultat muß immerhin dazu anregen, meine Hypothese weiteren Forschungen zugrunde zu legen.

Nach unserer Anschauung über den Bau und die Zusammensetzung des Zytoplasmas darf man übrigens die Frage stellen, ob die Bewegung der molekular gelösten Moleküle, der Tröpfchen der kolloidal gelösten Eiweißstoffe usw. und der Vitüle insgesamt oder ob vielleicht nur die einer oder zweier der 3 Arten gerichtet werde.

Eine wässerige Lösung der Zytoplasmabestandteile muß, wenn die Bewegung aller kleinsten Teile, sagen wir der Einfachheit wegen der Moleküle, in eine feste Membran eingeschlossen ist, wie das Zytoplasma der Pflanzenzelle und wenn die Bewegung der Moleküle noch ungeordnet ist, einen Druck auf die Wand ausüben, der, wenn wir von den Verhältnissen absehen, welche die Ausdehnung der Flüssigkeiten durch die Wärme veranlassen, davon herrührt, daß ein Bruchteil der sämtlichen Moleküle schließlich stets auf die Wand aufstößt. Nur dieser Bruchteil leistet Arbeit. Es kann aber die gesamte Bewegungsenergie der Moleküle eines im thermischen Gleichgewicht befindlichen Systems in Arbeit verwandelt werden, wenn man die Bewegungsrichtung aller Moleküle des Systems einander beiordnet. Ein solcher Strom gleich gerichteter Moleküle, welcher an den Molekülen des in die Membran eingeschlossenen Zytoplasmas gebildet ist, übt dann einen ungleich größeren Druck auf eine Teilstelle der Wand aus als die ungeordnete Wärmebewegung der Molekeln. Ein solcher lokal auf eine Stelle der elastischen Zellmembran drückender Strom könnte z. B. unter Umständen diese Membran lokal ausbauchen und ein solcher Strom könnte bewirken, daß ein Teil des zähflüssigen Zytoplasmas sich frei in dem Raum erhebt. So ist meine Hypothese zur Erklärung aller Bewegungserscheinungen brauchbar, welche man im Protoplasten mit normalem Zytoplasma beobachten

kann, vorzüglich dann, wenn man die Fähigkeit des Zytoplasmas, metabole Veränderungen einzugehen, die wir im nächsten Abschnitt behandeln werden, zur Erklärung der Erscheinungen mit herbeizieht. Oberflächenkräfte, welche auch bei der Zytoplasmaflüssigkeit selbstverständlich ihre Wirkungen ausüben, könnten vielleicht hie und da vom Protoplasten zur Erreichung bestimmter Gestaltsveränderungen mit benutzt werden, eine wesentliche Rolle spielen sie höchstwahrscheinlich nicht; jedenfalls braucht man sie zur Erklärung der Gestaltsveränderung nicht. Ich meine also, daß man mittels der Hypothese und der Tatsache der metabolen Veränderung des Zytoplasmas so erklären kann, zuerst alle Strömungserscheinungen des Zytoplasmas der nackten und behäuteten Zellen, ferner die Gestaltsveränderungen aller Protoplasten.

Von den Gestaltsveränderungen zu nennen sind 1. die bei den Zirkulationsströmen auftretende Fadenbildung und Protuberanzenbildung, die wechselnden Kriechbewegungen der Amöbinen und Myzetozoen, die Ausstreckung von Pseudopodien: (Rhizopodien, Filipodien und Lobopodien) bei Amöbinen, Myzetozoen, Heliozoen, Foraminiferen und Radiolarien, zuletzt auch Gestaltsveränderungen der Zellen der Metazoen (siehe z. B. W. Vogt 1913). Es ist hier nicht die Stelle, auf die Erklärung spezieller Fälle einzugehen, nur ein paar kurze Hinweis seien gestattet. So ist es z. B. nach unserer Hypothese verständlich, daß die Zytoplasmaströme sich bei den Amöben und Plasmodien stets zuerst am fortschreitenden Rande bilden. Auf Vouk's Ausspruch (1913, S. 680): „Die Form des Plasmodiums wird also durch die Plasmabewegung bedingt" mache ich besonders aufmerksam. Ebenso steht es in Einklang mit unserer Hypothese, daß sich bei den Rhizopodien der Foraminiferen stets ein oft in der Achse verlaufender, nach der Spitze der Pseudopodien gerichteter Zytoplasmastrom und ein Rückstrom findet (z. B. Rhumbler 1909, S. 251). Leicht zu erklären ist auch die Kriechbewegung bei Amöben mit Fontänenströmung (Rhumbler 1905, S. 1), ebenso die der Amöben ohne rückläufige Randströmung (Rhumbler 1905, S. 17).

Es ist bei dieser Zusammenfassung der Bewegungserscheinungen der Rhizopoden und der behäuteten Pflanzenzellen noch besonders darauf hinzuweisen, daß der Protoplast der Pflanzenzelle außer den gewöhnlichen Strömungen des Zytoplasmas Erscheinungen zeigt, welche besonders amöboid genannt werden können. Zuerst ist das mehrfach beobachtete Vorkommen des pseudopodienartigen Vorstreckens des freien strömenden Zytoplasmas in die und durch die Zellsaftvakuole zu erwähnen, z. B. Hofmeister (1867, S. 54, 57, 58), E. W. Schmidt (1914, S. 39, 40), dann aber mag auch an die, auch von Hofmeister (1867, S. 54) und Biedermann (1909, S. 145) bestätigte Beobachtung Kühns erinnert werden, die dieser (1864, S. 100) mit folgenden Worten schildert:

„Legt man die abgeschnittenen Staubfadenhaare in einem Wassertropfen mit dem Objektträger auf eine Kältemischung von Eis und Kochsalz, so findet man nach dem Auftauen alles Protoplasma zerstört, zu krümeligen, geronnenen Klumpen zerfallen, die ich rasch mit dem violetten Farbstoff imbibiren und keine Neigung

haben, wieder ein Netz von fließendem Protoplasma zu bilden. Legt man dagegen die Haare in einen in die Kältemischung gesenkten dünnen Platintiegel, so daß sie auch ohne Wasserzusatz rasch gegen die Wände des Tiegels anfrieren, so erhält sich das Protoplasma länger als 5 Minuten in dieser Temperatur von —14° Celsius lebend. Ich zog den Tiegel aus der Kältemischung heraus und brachte die Haare in Wasser unter das Mikroskop. Der Anblick, welcher sich mir darbot, war überaus merkwürdig, denn von dem Protoplasmanetze war keine Spur mehr zu sehen, sondern der violette Binnenraum der Zelle enthielt neben dem nackten Kerne eine große Zahl gesonderter runder Tropfen und Klümpchen. Wenige Sekunden später begann in diesen eine sehr lebhafte Bewegung, sie veränderten ihre Umrisse, zogen sich lang aus und verkürzten sich wieder, und gerieten dabei in eine wirbelnde Tanzbewegung. Des Vergleichs halber könnte man diese Produkte vegetabilische Amöben nennen, denn sie bewegten sich gerade wie Amöben, nur außerordentlich viel geschwinder als jene. Schon nach wenigen Minuten begannen diese Körperchen zusammenzufließen zu einzelnen größeren Tropfen, und indem diese sich wieder mit anderen Gruppen vereinigten, stellte sich in einem Zeitraume von ungefähr 10 Minuten das ursprüngliche Protoplasmanetz wieder her, das auch nach 24 Stunden noch lebhaft strömend gefunden wurde. Ich habe nicht herausbringen können, ob die Zerteilung des Protoplasmas beim Gefrieren oder beim Wiederauftauen erfolgt, ich will aber den Versuch, der mir darüber Aufschluß geben sollte, deshalb anführen, weil er sehr vorteilhaft ist, wenn man sich überzeugen will, daß die getrennten Kugeln anfänglich bewegungslos sind. Zu dem Ende wird ein Objektträger auf die Kältemischung gelegt, und wenn er sich mit Reif zu beschlagen anfängt, ein Häufchen der Tradescantiahaare trocken daraufgelegt, die mit einem Deckglase beschwert werden. Beginnt auch das Deckgläschen sich mit Reif zu überziehen, so wird der Objektträger rasch unter das Mikroskop gebracht, ein Wassertropfen unter das Deckglas geführt und sofort mit einer Stiplinse untersucht. Im Momente, wo der wegtauende Reif das Bild durchscheinen läßt, sieht man bereits die Zerklüftung des Protoplasma fertig vor sich, aber auch alle Kügelchen in Ruhe. Spätestens in 10—15 Sekunden beginnt hierauf die wirbelnde Bewegung der kleinen Tröpfchen. Länger als 15 Minuten darf man jedoch die Zellen auch ohne Wasserzusatz nicht in der niederen Temperatur halten, denn in diesem Falle unterliegen sie derselben Zerstörung, wie wenn man sie einmal rasch mit Wasser einfrieren gelassen.

Legt man ein Präparat mit Tradescantiazellen mindestens während einer Stunde in einen mit Eis auf 0° abgekühlten Raum, so zeigt ihr Protoplasma bereits eine Neigung zum Zerfallen in einzelne Tröpfchen. Wo noch ein Netzwerk existiert, ist es aus außerordentlich feinen Fäden gebildet, die nur stellenweise mit größeren Kugeln und Tropfen besetzt sind. Viel freie Kugeln befinden sich unabhängig davon in der Zellflüssigkeit, wo sie unter lebhaften zuckenden Bewegungen, ohne ergiebige Ortsbewegungen zu machen, sich um ihre Achse drehen. Wenige Minuten später

vereinigen sich jedoch diese freien Kugeln mit den feinen Fäden, oder verschmelzen mit anderen daran hängenden Kugeln, und das schöne Bild des fließenden Protoplasmanetzes stellt sich völlig wieder her, selbst wenn in den feinen Fäden zuvor alle Bewegung ruhte und sich auf die dazwischen geschalteten größeren Tropfen beschränkt zeigte. So lange das feine Netz stillsteht, herrscht auch keine eigentliche Strömung in der dicht unter den Wänden der Zellen liegenden sog. Körnerschicht, deren weit auseinander liegende Körnchen vielmehr eine der Molekularbewegung nicht unähnliche Lagenveränderung erkennen lassen. Das eigentümliche Strömen dieser Schicht bildete sich jedoch gleich wieder aus, als bei tieferer Einstellung des Mikroskops die Strömung in den netzartig die Zelle durchsetzenden Fäden wieder erschien.“

Zuletzt ist schon hier zu betonen, daß den Bewegungen der besondere Leistungen ausführenden kontraktilen alloplasmatischen Gebilden eine ganz andere Mechanik zugrunde liegen wird, als den hier zusammengefaßten Bewegungen des normalen Zytoplasmas.

IX. Die Metabolie des Zytoplasmas.

Das Zytoplasma ist unter gewöhnlichen Verhältnissen eine dünnflüssige und bewegliche, wässerige Flüssigkeit (siehe S. 5 des Buches), in welcher sich zahlreiche ergastische Gebilde befinden. Diese Flüssigkeit kann sich sehr leicht bewegen. Was wir bisher besprochen haben, war wesentlich das normale Zytoplasma. Nicht selten geht aber dieses normale Zytoplasma eine metabole, reversible Veränderung ein, wodurch es homogener und relativ unbewegt wird, dabei aber keine Eigenschaft des normalen Zytoplasmas verliert. Wir wollen derartiges relativ homogenes Zytoplasma als metaboles Zytoplasma bezeichnen, unbekümmert darum, wie seine Konsistenz ist. Als metabolisiert wollen wir das metabole Zytoplasma dann bezeichnen, wenn es relativ fest ist, also fester als das normale Zytoplasma. Selbstverständlich gibt es zwischen diesem und dem normalen Zytoplasma alle Übergänge, doch wird man nicht im Zweifel sein, welches Zytoplasma man nur als metabol oder als metabolisiert zu bezeichnen hat. Es ist mir also vollständig klar, daß „fest" und „flüssig" keine physikalisch scharfen Begriffe sind und daß es Mitteldinge zwischen beiden, vorzüglich bei kolloidalen Lösungen, genügend gibt. Quincke (1904) sagt: „Feste Körper sind Flüssigkeiten mit großer Viskosität und großer Relaxationszeit."

1. Theoretisches.

Nach unseren Erfahrungen besteht das normale optisch homogene Zytoplasma aus einer wässerigen Lösung von Vitülen, Lyosoltropfen (siehe I, S. 19), überhaupt Partikeln kolloid-gelöster Stoffe und Molekülen, und es ist für uns verständlich, daß durch Umlagerungen und Verschiebung bestimmter einzelner Bestandteile des Zytoplasmas nach einem bestimmten Ort das Zytoplasma dieses Ortes eine besondere, von der des übrigen Zytoplasmas verschiedene Zusammensetzung annehmen kann. Denken wir uns das Zytoplasma eines Protoplasten in zwei Hälften geteilt (ähnlich wie z. B. die Charazelle in die der Membran anliegende und die rotierende), und denken wir uns, daß nach einer Hälfte viel mehr der Eiweißstoffe und viel mehr Moleküle des Kaliumphosphates, Magnesiumsulfates usw., der Kohlehydrate und der Enzyme wanderten als nach der anderen, während zugleich viel mehr Wasser, die Lösung verdünnend, dorthin umgelagert würde, so würden wir in den Hälften des Zytoplasmas dann zwei Modifikationen des Zytoplasmas vor uns haben.

Mit dieser Umlagerung könnte dann nachträglich die chemische Veränderung in den Lysoltropfen usw. und Molekülen der ergastischen

Substanzen in beiden Hälften verschiedene Wege gehen und den Unterschied zwischen beiden Hälften verstärken. Auch der Wassergehalt der Lysoltropfen könnte verändert werden.

In beiden Hälften würden dabei stets Vitüle vorhanden bleiben, welche ja in Verbindung mit den von ihnen beeinflußten Lysoltropfen und Molekülen die maschinellen Eigenschaften des Zytoplasmas, auch die Reizbarkeit, wesentlich bestimmten.

Wenn aber die Vitüle bei der gedachten Umlagerung in einer Hälfte ganz zurückblieben, so würde die andere Hälfte rein ergastisch werden, es könnte dann ein ergastisches Gebilde entstehen, z. B. der Anfang einer Membran, eine rein ergastische Außenschicht, wie bei den Amöben, oder wie bei den höheren Pflanzen eine Zellulosemembran. Wir werden aber bei dieser Entstehung der ergastischen Membran nicht von einer Entstehung aus Zytoplasma reden, sondern wir sagen besser, daß sie durch das Zytoplasma gebildet würde, durch Ausscheidung ergastischer Stoffe aus dem Zytoplasma entstände, aus dem Zytoplasma, welches durch den Gehalt an Vitülen als Organ charakterisiert ist.

Es ist nach unserer Definition selbstverständlich, daß die Entstehung von hyalinem Zytoplasma aus körnigem durch Austritt der ergastischen Ante aus dem körnigen Zytoplasma an sich keine metabole Veränderung des Zytoplasmas bedeutet, denn das Zytoplasma an sich ist ja optisch homogen, wenn aber z. B. bei Amöben das innere Zytoplasma reich an ergastischen Anten, das äußere frei davon wird, so wäre es gegebenenfalls nicht unmöglich, daß nicht nur ergastische Ante, sondern auch manche homogen im Zytoplasma gelöste ergastische Organstoffe (auch Wasser) aus dem peripheren Zytoplasma auswanderten, sich relativ reichlich im zentralen Zytoplasma ansammelten, dann läge auch Metabolie vor.

Bleiben wir bei dem Beispiel der Amöben, so ließe sich noch folgendes über die Unterscheidung der sichtbaren Hautschichten von ergastischen äußeren Häuten sagen.

Nach unserer Hypothese müßten die metabolen Außenschichten der Protoplasten kontinuierlich, wenn auch mehr oder weniger allmählich, in das innere Zytoplasma übergehen, ähnlich wie die Käserinde in die innere Käsemasse. Das scheint bei Amoeba blattae auch so zu sein, denn Schubotz (1905, S. 13) sagt: „Diese Pellikula (Fig. 7, Taf. I) bildet also die äußere Bedeckung der Amöben und ist nichts anderes als die äußere verdickte Wand der Waben."

An der Zusammensetzung metaboler Außenschichten der Protoplasten werden Eiweißstoffe stets teilnehmen, da diese wichtige Bestandteile jeden Zytoplasmas sind. Allerdings muß man beachten, daß das Vorkommen von „Gerüsteiweißen" (Albuminoiden) für die ergastische Natur der betreffenden Häute sprechen würden, ebenso wie das reichliche Vorkommen von Kohlehydraten.

Sehr schnelle und gleichsam von innen heraus erfolgende Lösungsvorgänge äußerer Häute, der schnelle Übergang derselben aus dem festen in den flüssigen Zustand, würde dafür sprechen, daß sie aus Vitüle führenden metabolem Zytoplasma beständen. Aber man muß beachten, daß auch durch die Einwirkung von den ergastischen Häuten anliegendem Zytoplasma deren Lösung ziemlich schnell erfolgen kann.

Ein sicheres Kennzeichen für eine metabole Außenschicht ist es, wenn in ihr Zytoplasmaströmung erkannt werden kann.

Die Reizbarkeit einer äußeren Haut würde ein gutes Kennzeichen für ihre zytoplasmatische Natur abgeben, jedoch ist die Feststellung der Reizbarkeit einer Außenhaut des Protoplasten deshalb sehr schwierig, weil viele Reizmittel durch sie hindurch auf das unter ihr liegende Zytoplasma wirken.

Zuletzt will ich betonen, daß theoretisch die Möglichkeit vorliegt, daß einmal eine äußere Haut des Protoplasten ein alloplasmatisches Gebilde sein könnte, doch können wir die Frage, ob metabol oder alloplasmatisch, heute noch auf sich beruhen lassen, da wir noch nicht imstande sind, sie zu entscheiden.

2. Die sichtbaren metabolisierten Außenschichten der Protoplasten.

Bislang sind die zu dem metabolisierten Zytoplasma zu rechnenden Modifikationen des Zytoplasmas kaum näher vergleichend untersucht, und ich kann daher nur einige Beispiele derselben besprechen, um auf das Vorhandensein solcher metabolen Veränderungen und die Notwendigkeit der Erforschung derselben hinzuweisen.

Als ein solches Beispiel für metabolisiertes Zytoplasma sollen uns zuerst die beiden Zytoplasmamodifikationen der Charazeenzelle dienen.

Untersucht man eine größere unberindete Spitzenzelle einer Kurzachse von Chara, so sieht man bekanntermaßen die etwas gestreckten, dicht aneinanderliegenden Chloroplasten in völliger Ruhe; ebenso liegen die kleinen kugelförmigen Ante, die sich zwischen ihnen im Zytoplasma finden können, meist völlig ruhig. Dicht unterhalb der Chloroplasten finden sich aber solche Ante, welche manchmal wackelnde Bewegungen ausführen, aber niemals in Strömung geraten. Die Chloroplasten müssen also von einer festeren Zytoplasmamasse auf der Innenseite bedeckt sein.

Ganz dicht unterhalb der Chloroplasten, also unterhalb dieser festliegenden dünnen Zytoplasmaschicht, strömt das Zytoplasma. Es enthält eine Unzahl sehr kleiner ergastischer Körnchen, auch viele Stäbchen vom Aussehen stabförmiger Allinante, Chloroplasten, welche sich entweder rechts- oder linksherum drehten oder ruhig dahinschwimmen, ferner Zellkerne. An dem starken Glanz dieser kann man mit Sicherheit erkennen, daß das strömende Zytoplasma sehr schwach lichtbrechend ist. Da wir wissen, daß das Zytoplasma eine wässerige Lösung ist, dürfen wir schließen, daß die strömende Masse ungemein wasserreich ist. Siehe auch Rhumbler (1902, S. 300).

Wenn man aus einer unberindeten Zelle durch zwei quergeführte Schnitte mittels eines kleinen Messers ein etwa 4 mm langes Stück herausschneidet und dieses entweder in Wasser oder 5 proz. Dextroselösung der Länge nach halbiert, so fallen die Chloroplasten, mit den Kanten dicht zusammenschließend, in Form größerer Platten heraus. Dieses feste Aneinanderhaften der Chloroplasten zeigt, daß sie durch dichteres Zytoplasma miteinander verbunden sind.

Die Bilder, welche fixierte und gefärbte Mikrotomschnitte zeigen, geben ungenügenden Aufschluß über den Bau der Protoplasten.

Debski (1898, S. 661 und Fig. 23, 28, 29, Taf. 12) stellt die Sache in Figuren und Text so dar, als sei eine ganz dünne, stärker färbbare Schicht vorhanden, an der die Chloroplasten mit ihrer Fläche hafteten, während diese sonst in vakuoligem Zytoplasma lägen, welches dem beweglichen Zytoplasma gleicht. Er sagt: „Das Plasma ist von einer deutlichen Hautschicht umgeben, welcher in älteren Zellen die Chlorophyllkörner anhaften. In gut gefärbten, schwach mit Orange behandelten Präparaten ist diese Schicht noch blau, während das Zellplasma schon braun ist, meistens aber sich, ebenso wie das Plasma, mit Orange färbt.“ Strasburger (1908a), welcher in Fig. 12, Taf. I den Wandbelag einer Internodialzelle von Nitella syncarpa abbildet, zeichnet die Sache so, als ob die Chloroplasten in eine homogene, etwas intensiver gefärbte, die Dicke der Chloroplasten besitzende Schicht eingelagert seien, auf welche gewöhnliches Zytoplasma folge. Im Text schreibt er ähnlich wie Debski, nur bemerkt er: „Die Chlorophyllkörner haften unmittelbar der Hautschicht an, und man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, als wenn die Hautschicht dort schwache Verdickungen aufwiese, wobei freilich die Möglichkeit einer optischen Täuschung nicht ganz ausgeschlossen erscheint.“ Ich verstehe nicht ganz, was mit dieser „Verdickung“ gemeint ist.

Nach allem ist in den Internodialzellen von Chara eine dünne, dichtere, ruhende Schicht von Zytoplasma vorhanden, welche die Chloroplasten umgibt und sie so festhält. Auf dieser ruhenden Wandschicht aus einer dichteren metabolisierten Modifikation des Zytoplasmas folgt nach innen zu die sehr wasserhaltige, dünnflüssige zweite Modifikation des Zytoplasmas, welches in Rotation begriffen ist.

Ein weiteres Beispiel für metabolisiertes Zytoplasma habe ich in meiner Untersuchung über die Plasmolyse von Spirogyra geschildert. Das Zytoplasma der Zelle von Spirogyra crassa ist in der direkt der Membran anliegenden Partie im normalen Zustande dünnflüßig wie Wasser, so daß Fetttröpfchen, welche in ihm liegen, Molekularbewegungen zeigen. Die Partie des Zytoplasmas dagegen, welches die Chloroplasten umhüllt, ist sehr zähflüssig, so daß es eine stark lichtbrechende Leiste hinter den Chloroplasten bilden kann. Eine dritte metabole Modifikation liegt zwischen den Leisten und Chloroplasten, ist von mittlerer Lichtbrechung und in äußerst wechselnder Bewegung und Strömung begriffen. Selbstverständlich gehen alle drei Modifikationen an den Berührungsstellen ineinander kontinuierlich über.

Auch bei den Rhizopoden finden sich hinreichende Beispiele für die Metabolie des Zytoplasmas, doch muß hier Kritik und Nachuntersuchung walten. Wir wollen einige für unsere Frage interessante Rhizopoden behandeln.

Zuerst wollen wir die von Doflein (1916) gut untersuchte Gromia dujardini mit Bezug auf die Frage der Zytoplasma-Metabolie besprechen. Gromia dujardini ist ein schalenbildendes Rhizopod mit nur einer Schalenöffnung. Seine Pseudopodien bilden sich aus einer hyalinen unter der Öffnung der Schale liegenden homogenen Zytoplasmamasse (Mündungsplasma). Von ihr aus wird

ziemlich gleichmäßig ein Bündel 2—8 μ dicker Pseudopodien vorgetrieben, die sich zu dickeren Strängen dicht zusammen legen können. Wie dann die Sache aussieht zeigt Fig. 208; wie sich die niemals anastomisierenden, also nie miteinander verschmelzenden Pseudopodien weiter gestalten, sieht man aus Fig. 210. Die

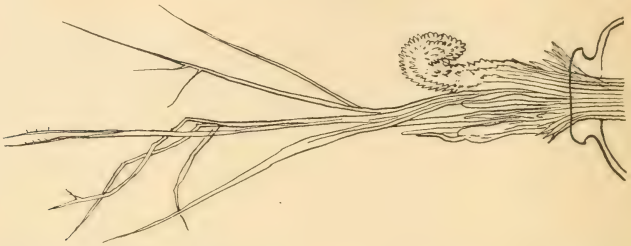


Fig. 208. Gromia dujardini beim Ausstrecken neuer Pseudopodien. Schalenmündung nur angedeutet. DOFLEIN, 1916, Textfig. A.

Pseudopodien sind optisch völlig homogen, führen also nie ergastische Ante, lassen aber im Ultramikroskop eine scharf begrenzte, hell leuchtende Außenschicht erkennen, wie es Fig. 209 zeigt.

Die Außenschicht färbt sich scharf wie eine Pellicula (S. 24), die Innenmasse geht in das homogene Mündungsplasma über und stimmt „in Struktur und Färbung“ mit dieser überein. „Beim

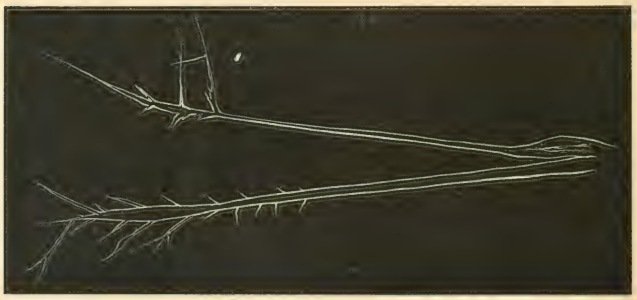


Fig. 209. Gromia dujardini. Enden länger, in Ausstreckung begriffene Pseudopodien. Nach DOFLEIN (1916, Taf. 3, Fig. 27).

Zerdrücken einer Gromia erkennt man deutlich die größere Zähigkeit jenes Mündungsplasmas sowie des Pseudopodienplasmas gegenüber dem sehr leichtflüssigen eigentlichen Entoplasma, dem Verdauungsplasma im Hintergrund der Schale.“

Wie man an unserer Fig. 209 sieht, bilden sich an der Spitze der Pseudopodien Ästchen, welche sich optisch verhalten wie die stark lichtbrechende Außensubstanz (S. 26). Die Spitzen sind ver-

klebungsfähig und führen „nutierende Bewegungen“ aus. Beim Zurückziehen der Pseudopodien werden die Ästchen „eingezogen“. Die Oberfläche der dichteren Pseudopodien zeigt „auffallende Schrumpfung“, Furchen und Rillen, querverlaufende Wülste: oft flottieren auf der Oberfläche der zur Schalemündung zurückströmenden Protoplasmamassen „große Schollen stark lichtbrechender Substanz“, die Doflein für ungelöste Reste der Außenschicht hält.

Fig. 210. Gromia dujardini. Dasselbe Individuum wie Fig. 208. (Textfigur A. Doflein) später. *Ca* Pseudopodienspitze 5 Minuten später.

Doflein bezeichnet die Außenschicht als Pellicula (S. 30) und sagt: „Eine solche Grenzschicht konnte ich außer an den Pseudopodien von Gromia bei allen untersuchten Amöben und bei allen Thalamophoren mit lobosen und filosen Pseudopodien feststellen. Sie ist auch vorhanden bei Infusorien und Flagellaten —.“ Die Innenmasse der Pseudopodien bezeichnet Doflein als Ektoplasma. Er sagt: „Unter Ektoplasma verstehen wir bei den Protozoen eine äußere Körperschicht, welche sich bei allen Formen an nackten Körperstellen zu bilden pflegt, wenn diese mit dem umgebenden Wasser in Berührung stehen und welche der ganzen

Oberfläche parallel verläuft. Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht die Rhizopodien und Axopodien der Foraminiferen und Heliozoen. Ektoplasma pflegt sich durch seine dichte Konsistenz und Zähflüssigkeit vom Entoplasma zu unterscheiden.“ Er beschreibt es dann als scheinbar homogen. „Bei der Untersuchung im Dunkelfeld zeigt sich die ganze Breite des Ektoplasmas z. B. bei einer Amöbe optisch leer. Nur die Grenzfläche gegen das Wasser ist von einer haarscharf begrenzten Membran, der Pellicula oder Grenzmembran eingefaßt.“

Zuletzt sagt Doflein von den Pseudopodien von Gromia (S. 32): „Sie bestehen aus einer flüssigen Innenmasse und einer zähen Hülle“. Und er betrachtet die Außenmasse der Schlauchwände, deren Lösung langsam erfolgt, als Ektoplasma.

Für uns entsteht nun zuerst die Frage, ob die Pellicula Doflein's ergastischer oder metaboler zytoplasmatischer Natur ist.

Fig. 211.
Amoeba verrucosa im Ultramikroskop.
Nach Doflein, Fig. 18, Taf. 3.

Fig. 212.
„Zwei Schnitte von Amoeba verrucosa, bei welchen das Ektoplasma durch verdünnte Kalilauge entfernt wurde. Die aufgenommenen Oszillarienfäden *O* sind von einer Ektospermahülle umgeben. Nucl. Kern.“
Nach Rhumbler (1898, Fig. 15).

Da ich die sich langsam lösenden Schollen nicht als „Ektoplasma“, sondern als von der im Ultramikroskop leuchtenden Außenschicht herrührend betrachte, ist es mir zweifelhaft, ob sie metaboles Zytoplasma ist, ich möchte sie für ergastisch halten. Sicher aber können wir wohl die hintere leicht flüssige Zytoplasmamasse und das vordere „Mündungsplasma“ nebst dem Zytoplasma der Pseudopodien als zwei Modifikationen des Zytoplasmas bezeichnen.

Während also Doflein die Außenschicht jeder Amöbe in „Pellicula“ und „Ektoplasma“ gegliedert sein läßt, betrachtet Rhumbler die äußere Schicht als einheitlich und als aus Ektoplasma bestehend. Vom Ektoplasma sagt Rhumbler (1898, S. 149):

„Das Ektoplasma ist ein an die Oberfläche des Amöbenkörpers verlagertes Derivat des Entoplasmas, unter Zurückstoßung aller körnigen Entoplasmaeinschlüsse durch die die Oberfläche vernichtende Wirkung des äußeren Mediums entstanden.“

Ich will hier nebenbei bemerken, daß die Vorstellung, die äußere feste homogene Schicht der Rhizopoden- und Myxomyzetenprotoplasten könne sich in körniges leichtflüssiges Zytoplama verwandeln und umgekehrt, schon alt und durchaus verbreitet ist. Ich

erwähne nur: Wallich (1863), de Bary (1864, S. 47), F. A. Schulze (1875), Bütschli (1878), Gruber (1886), Prowazek (1901), O. Israel (1895). Pfeffer (1890b, S. 254) sagt: „Die Plasmodien sind aber ein ausgezeichnetes Objekt, um zu verfolgen, wie unter konstanten Bedingungen das feste ruhende und das zähflüssige strömende Protoplasma sich wechselseitig ineinander verwandeln können."

Für Amoeba verrucosa (Fig. 211) bildet Doflein die zarte helleuchtende Linie ab, welche er im Ultramikroskop sieht (Pellicula), sowie die optisch homogene äußerst dicke homogene Außenregion des Zyptoplasmas und die helleuchtenden Ante der Körnchenschicht. Rhumbler (1898, S. 143, 1902, S. 338) hat nun durch Behandlung von Amoeba verrucosa mit schwacher Kalilauge und mehrere Tage währender Nachbehandlung mit 2proz. schwefelsaurer Eisenammonoxydlösung eine dicke Außenschicht isoliert (Fig. 212).

Diese Schicht könnte also nicht nur die im Ultramikroskop erscheinende Pellicula sein, sondern sie müßte wesentlich Außenzytoplasma sein, wenn nicht die Pellicula in ihrer Dicke bei verschiedenen Individuen stark wechselt. Auf Taf. VI, F. bei Rhumbler ist übrigens in der Photographie das „Ektoplasma" dicker als in Fig. 212.

Fig. 213. Amoeba terricola in fließender Bewegung mit seitlicher Pseudopodienbildung und schopfartige Hinterende. Nach Grosse-Altmann (1909).

Grosse-Allermann (1909) beschreibt für seine in Fig. 213 abgebildete Amoeba terricola, welche Doflein zu Amoeba verrucosa Ehrenberg stellt, die uns interessierenden Verhältnisse so, S. 211: „Ekto- und Entoplasma sind deutlich gesondert. Ersteres ist stark lichtbrechend, hyalin und zähflüssig und immer, wenn auch nur als schmaler Saum dem Entoplasma vorgelagert." S. 214: „Dem Ectoplasma aufgelagert ist die Pellicula; sie hüllt die ganze Amöbe ein. Wie schon Greeff fand, ist sie auch im Leben mit Hilfe von Methylenblaufärbung gut sichtbar zu machen als feines, violett gefärbtes, doppelt konturiertes Häutchen. Sie ist es, die der Oberfläche der Amoeba terricola auch bei ganz schwacher Pseudopodienbildung das charakteristische Aussehen einer gefältelten, aber glatten Haut verleiht." — Auf Schnitten, die mit Methylenblau gefärbt sind, stellt sie sich dar als ein feines Bändchen von sehr geringer Dicke (Fig. 1, Pell.)" Nach dieser Abbildung entspricht die Dicke der Pellicula der Dicke, welche sie bei ultramikroskopischer Betrachtung hat.

S. 234 spricht er von der Abstoßung der Pellicula am Vorder- und der Neubildung derselben am Hinterende der Amöbe. S. 242 teilt er mit, daß die Pellicula bei Schnittverletzung der Amöbe in die Tiefe des Zytoplasmas hineingezogen wird, vermutlich, denke ich, zur Lösung der Pellicula. Er sagt: „Diese Vorgänge (der Wundheilung) geben den klarsten Beweis, daß die Pellicula kein vergängliches Gebilde ist, oder durch die Einwirkung des Wassers auf das Plasma entsteht. — Abgesehen davon aber zeigen sie (die Invaginationsvorgänge) allerdings auch, daß die Konsistenz der Pellicula von dem Einfluß des Wassers stark abhängig ist, denn nur dadurch, daß sie seiner Einwirkung entzogen und in das Innere der Amöbe gebracht wird, scheint es möglich zu sein, eine Verschmelzung herbeizuführen."

Fassen wir das Mitgeteilte zusammen, so scheint uns die Sache so zu sein, daß die Amöbe ein durch ergastische Einschlüsse getrübtes Innenzytoplasma, ein optisch

homogenes Außenzytoplasma, welches vielleicht dichter als das die ergastischen Gebilde einschließende Innenzytoplasma ist, und eine besondere dünne Membran besitzt. Daß diese ergastischer Natur ist, dafür spricht, daß sie an lebenden Objekten mit Methylenblau gefärbt werden kann, daß sie sich in Kalilauge nicht löst und daß sie zur Lösung in Schnittwunden hineingezogen wird.

Um die Frage für mich abschließend zu entscheiden, habe ich aus Moospolstern gewonnene Amoeba terricola genauer angesehen.

Die Exemplare hatten einen ungefähren Durchmesser von 70 bis 90 μ, der mit einem großen Nukleolus versehene Kern einen solchen von etwa 21 μ. Das innere Plasma enthielt kleine ergastische Körnchen, eine wechselnd breite Randzone des Zytoplasmas war körnchenfrei. Stets war an der Amöbe eine etwa 0,6 μ dicke an den verschiedenen der Pseudopodien bildenden Amöbe etwas verschieden dicke, stark lichtbrechende Außenhaut zu beobachten.

Diese Haut ist nicht stark elastisch, denn wenn eine Amöbe ihre Oberfläche durch Einziehen der Pseudopodien verkleinert, so legt sich die Haut in Falten.

Daß die Haut wenig elastisch ist, zugleich, daß sie ziemlich dehnbar ist, zeigen auch folgende Versuche. Als ich zu einer mit Methylenblau angefärbten Amöbe 2proz. Natronlauge zusetzte, wurde sie kugelförmig und nahm fast den doppelten Durchmesser an. Setzte ich hierauf 33proz. Kalilauge zu, so wurde die Kugel wenig größer und platzte dann, wonach sich die Haut wieder etwas zusammenzog. Eine Amöbe, welche 84 μ lang und 60 μ breit war, platzte bei Zusatz von 33proz. Kalilauge und ihre Haut zog sich bis zu 70 μ Länge und 48 μ Breite zusammen. Als eine mit Methylenblau angefärbte Amöbe von 84 μ Länge und 72 μ Breite mit 2proz. Natronlauge behandelt wurde, zog sich der absterbende Protoplast zu einer blauen körnigen Kugel zusammen, von der sich die Haut als eine Blase von 72 μ Breite und 124 μ Länge weit abhob.

Die Haut ist aber ziemlich fest, wie man leicht erkennt, wenn man die Haut durch Druck auf das Deckglas, unter welchem die Amöbe liegt, zersprengen will.

Methylenblau färbt die Haut auffallend schnell und intensiv. Man setzt zu der in Wasser unter Deckglas liegenden Amöbe vorsichtig etwas Methylenblau 1 + 100 (1 Vol. gesättigter Lösung von Methylenblau in 95proz. Alkohol 1 + 100 Vol. Wasser) zu.

Im Ultramikroskope erscheint die Haut meist als einfache, sehr stark glänzende Linie, wie es bei einer kaum 0,6 μ dicken, stark lichtbrechenden Schicht sein muß, nur an Stellen, an welchen die Haut etwas dicker ist, kann man eine doppelte Begrenzung derselben, bei vorteilhafter Beleuchtung, erkennen. Nebenbei sei bemerkt, daß die im Hellfeld ganz homogen erscheinende Randpartie des Zytoplasmas im Ultramikroskop diffus aufhellend, sogar äußerst zart getrübt erscheinen kann.

Für die Frage nach der ergastischen Natur der Hautschicht ist ihr Verhalten gegen Trypsin von Interesse. Als eine unter Deckglas zerdrückte Amöbe mit Trypsinlösung (S. 63 dieses Buches) unter Deckglas mit Wachs abgeschlossen 48 Stunden bei Zimmertemperatur oder 48 Stunden bei 40 Grad liegen gelassen worden war, erschien sie nicht verändert.

Durch Eau de Javelle wird die Haut viel langsamer angegriffen als Zytoplasma. Als eine zerdrückte Amöbe in das Reagens eingelegt worden war, löste sich der Protoplast sehr schnell, ergastische Körnchen und Haut blieben anfangs übrig. Die Haut wurde dann innerhalb der ersten 20 Minuten körnig inhomogen und nach längerer Zeit auch völlig zerstört.

Meine Versuche zeigten mir also zuerst, daß die durch Kalilauge und schwefelsaure Eisenoxydlösung isolierte Haut der Amöbe in der Zeichnung (Fig. 212) zu dick dargestellt ist.

Dann aber beweisen sie, daß die Haut tatsächlich eine ergastische Membran ist. Eine Pellicula will ich sie mit Doflein nicht nennen, denn dieser (1916, S. 50) versteht unter Pellicula „eine Körperbedeckung, welche aus einer verhärteten Außenschicht des Ektoplasmas besteht".

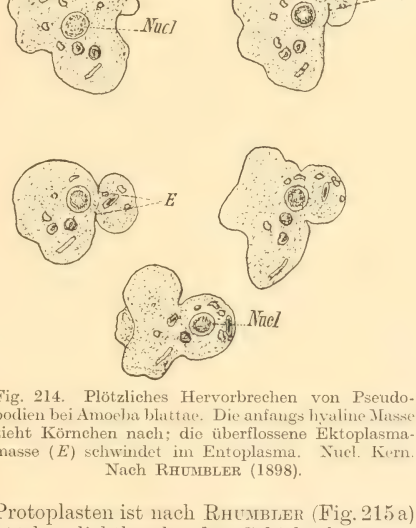


Fig. 214. Plötzliches Hervorbrechen von Pseudopodien bei Amoeba blattae. Die anfangs hyaline Masse zieht Körnchen nach; die überflossene Ektoplasmamasse (*E*) schwindet im Entoplasma. Nucl. Kern. Nach Rhumbler (1898).

Außer dieser ergastischen Haut besitzt aber Amoeba terricola eine homogene Schicht, welche wir vielleicht als metabolisiertes Zytoplasma bezeichnen dürfen.

Amoeba blattae besitzt ein durchaus gleichartiges Zytoplasma, nur die hintere Region der in einer Richtung gleichmäßig sich fortbewegenden Amöben erscheint hyalin (Schubotz, 1905, S. 9). Die Oberfläche des Protoplasten ist nach Rhumbler (Fig. 215 a) von einer sehr dünnen, stärker lichtbrechenden Schicht begrenzt, welche dieser Ektoplasma nennt. Schubotz (1905, Fig. 7 und 8, Taf. 1) sah an mit Chromosmiumessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat behandelten Mikrotomschnitten „einen feinen, sehr dunkel tingierbaren, pelliculaartigen Grenzsaum. Diese feine Grenzschicht löste sich in künstlichem Magensaft, der alle übrigen Teile der Amöbe verdaute, nicht" (S. 13).

Bei Amoeba blattae bilden sich die Pseudopodien in der Weise (Rhumbler, 1898, S. 146), daß durch die dünne, homogene, stärker als das Entoplasma lichtbrechende Ektoplasmaschicht (Fig. 215, *E*), welche das sonst durchaus körnige innere Zytoplasma überzieht, kleine kurze, oft hyaline, aber schwächer lichtbrechende, körnchenfreie Pseudopodienanfänge hindurchbrechen. Durch das Loch des Ektoplasmas dringt dann immer mehr körniges Entoplasma heraus

und überfließt das Ektoplasma. In Fig. 215 ist dieser Prozeß genauer dargestellt.

Rhumbler sagt S. 147 davon: „Bei den zuletzt genannten Beobachtungen an Amoeba blattae ist es unverkennbar, daß das zuerst in hyaliner Form vordringende Pseudopodium ursprünglich noch nicht die volle Zähigkeit älteren Ektoplasmas besitzt, sondern daß diese erst nach einiger Zeit erreicht wird, das Lichtbrechungsvermögen der vorgeflossenen Partie ist nämlich anfänglich weit geringer als dasjenige des älteren Ektoplasmas, später — es handelt sich dabei allerdings nur um Bruchteile einer Minute — dagegen nimmt es zu und erreicht bald in den Randpartien denselben Grad, so daß dann kein Unterschied mehr zwischen dem älteren Ektoplasma der bei der Pseudopodienbildung nicht direkt beteiligten Oberflächenpartien und dem jüngeren Ektoplasma des eben vorgeflossenen Pseudopodiums gemacht werden kann. Es ist ganz unzweifelhaft, daß auch hier Substanzen des Entoplasmas an die Oberfläche der Amöbe geführt, sich in typisches Ektoplasma umgewandelt haben."

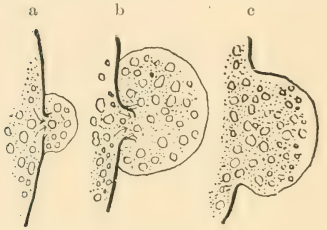


Fig. 215.
Ein eruptives Pseudopodium von Amoeba blattae lagert sich über das frühere Ektoplasma, welches sich allmählich löst. *c* Der Bruchsack umkleidet sich mit neuem Ektoplasma. Nach Rhumbler (1898).

S. 152: „Auch bei Amoeba blattae ist zeitweise die Umwandlung des überflossenen Ektoplasmas in Entoplasma überaus deutlich zu beobachten. Bilden sich die früher (S. 147) beschriebenen vorstürzenden Protoplasmasäcke sehr rasch, und dauert das Vorstürzen längere Zeit an, so sieht man, wie der durch die Bruchstelle sich ergießende Entoplasmastrom fortwährend Substanzen von den Lochrändern wegnimmt, auf diese Weise das Loch ständig vergrößernd, bis es schließlich die volle Breite des Pseudopodiums einnimmt, so daß dann das Pseudopodium nur noch wie eine einseitige Aufbauschung des Amöbenkörpers erscheint. — Das Einfließen der vom Entoplasmastrom abgeschmolzenen abgelösten Ektoplasmamaterialien läßt sich bei Amoeba blattae öfter in einer schlierenden Stromgrenze deutlich beobachten (Fig. 215 b)."

Nun konnte Rhumbler (1905, S. 20) sich bei Amoeba blattae durch die Bewegung zufällig der Oberfläche der Amoeba anhaftender Stärkekörnchen usw. von dem Vorhandensein von Zytoplasmaströmungen überzeugen, welche also auf der Oberfläche der Amöbe wirksam waren.

Aus dieser Angabe würden wir aber den bestimmten Schluß ziehen dürfen, daß die dünne, dichtere periphere Schicht („Ektoplasma") nicht ergastischer Natur, sondern eine metabole Modifikation des Zytoplasmas ist. Danach würde dieses metabolisierte periphere Zytoplasma durch Verflüssigung in das normale Zytoplasma übergehen können, und umgekehrt.

Ein gutes Beispiel für Metabolie des Zytoplasmas bietet das Zytoplasma der Myxomyceten-Plasmodien. Pfeffer (1890) untersuchte vorzüglich Chondrioderma difforme. Diese Plasmodien besitzen eine mehr oder weniger dicke relativ ruhende Außenschicht (*r*, Fig. 216) und eine strömende Innenmasse (*s*). Von dieser Außenschicht sagt Pfeffer (1890, S. 257): „Wir haben hier zunächst nur die gerade ruhenden, nicht etwa die in Ausgestaltung begriffenen Plasmaschichten im Auge. Für diese ruhenden Schichten ergab sich, daß sie allen durch die Stromkraft entwickelten Druck- und Stoßwirkungen vollständig gewachsen sind. So kann kein Mitreißen des ruhenden Ufers und kein Hervorwölben der umhüllenden ruhenden Schicht nach außen zustande kommen, wenn Körner von Karmin, Indigo, Zinnober usw. gegen die Wandschicht getrieben oder mit Mühe durch den engen strömenden Kanal eines dünnen Plasmodiumstranges gezwängt wurden. Öltropfen und Vakuolen, welche im Körnerplasma, sofern deformierende Wirkungen fehlen, die Kugelform bewahren, werden beim Durchpressen durch engere Strömungskanäle entsprechend deformiert, um, wie ein elastischer Ball, sofort wieder die Kugelform zu erreichen, sobald die Erweiterung des strömenden Plasmas solche erlaubt (vergl. Fig. 216a und b). Die Form des Ufers bestimmt also durchaus die stets entsprechend wechselnde Gestaltung der passierenden Tropfen oder Vakuolen, und diese werden so, wenn die Verhältnisse es mit sich bringen, gelegentlich zu Zylindern mit gewölbten Endflächen, deren Länge den Durchmesser um das 4- bis 6fache übertrifft oder werden geigenförmig eingeschnürt (vergl. Fig. 216b), ja sogar gelegentlich in zwei Vakuolen getrennt.

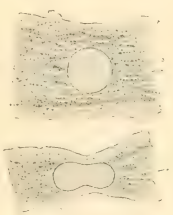


Fig. 216. Chondrioderma difforme. Durch Gips erzeugte Vakuole. *a*) frei im strömenden Zytoplasma *s*, *b*) durch das „hier ziemlich mächtige" ruhende Zytoplasma *r* deformiert. Die Pfeile geben die Richtung des Stromes an. 375f. vergrößert.

Den so entwickelten Druck- und Reibungswirkungen leistet das ruhende Plasma vollständigen Widerstand. Denn selbst wenn diese Umhüllung auf eine dünne, etwa 0,003 mm mächtige Hyaloplasmazone sinkt, bemerkt man weder eine Erweiterung des Kanals, noch ein lokales Hervortreiben nach außen. Ebenso weicht das ruhende Körnerplasma, selbst wenn es ansehnliche Mächtigkeit erreicht, nicht aus, ja sogar lokale Leisten oder kegelförmige abgerundete Vorsprünge des ruhenden Plasmas erhalten sich, während sie entsprechende Deformation des passierenden Öltropfens (oder der Vakuole) veranlassen."

Aus diesen Tatsachen geht schon hervor, daß die äußere Schicht des Zytoplasmas „relativ starr" ist. Der ruhende Teil (S. 256): „besteht in Strängen zuweilen nur aus Hyaloplasma, meist aber schließt sich letzterem, wenigstens in den ihre äußere Form bewahrenden Strängen, Körnerplasma an. Dieses bildet dann die Begrenzung des strömenden Körnerplasmas, das so mit einer ruhenden Hülle bis zu 0,01 mm Dicke umgeben ist." Wie schon de Bary (1864, S. 45) schildert und wir schon mitteilten, findet

metabole Umwandlung der ruhenden in die fließende Schicht, und umgekehrt, leicht statt. Pfeffer (S. 256) sagt: „Gelegentlich sieht man die ruhende Schicht an Mächtigkeit abnehmen, während sie an anderen Stellen zunimmt, indem das eine Mal festes Plasma flüssig, das andere Mal flüssiges fest wird. Seltener treibt wohl auch einmal ein erstarrter Ballen Körnerplasma mit fort, der gewöhnlich schnell abschmilzt und bald verschwunden ist.“ De Bary (1864, S. 45 sagt: „. . . man sieht nicht selten an durchsichtigen Plasmodienteilen neue Strömchen entstehen, indem die Körner eines ruhenden Stückes sich plötzlich gegen einen Hauptstrom hin in Bewegung setzen, und andere aufhören und vollständig alle Eigenschaften der strömungsfreien Partieen annehmen.“

Daß die Kohäsion der ruhenden Außenschicht des Zytoplasmas wahrscheinlich doch eine verhältnismäßig geringe ist, geht aus folgendem Versuche von Pfeffer (S. 262) hervor. „Eine gewisse Einsicht in die Kohäsion ist auch durch direkte Belastung freier Plasmodienstränge zu gewinnen. Diese vermochten in annähernden Bestimmungen mit Chondrioderma einen Zug von 30—60 mg pro Quadratmillimeter ohne merkliche Überschreitung der Elastizitätsgrenze auszuhalten, wenn die Spannung nur 1—4 Minuten anhielt. Da das strömende zähflüssige Plasma offenbar nur wenig zu dieser Tragfähigkeit beiträgt, die ruhende Umhüllung aber nur $^1/_4$ bis $^1/_2$ der Querschnittfläche betragen mag, dürfte für diese ein Tragvermögen von 120—300 mg anzunehmen sein. In diesem sind aber sicher die offenbar ungleich kohärenten Schichten des ruhenden Protoplasmas in verschiedenem Grade beteiligt.“ „Das Plasmodium ist aber, selbst bei maximaler Kohäsion, immer ein weicher Körper, dessen absolute Festigkeit 300—1000 mg pro Quadratmillimeter nicht übersteigen mag, während zum Zerreißen eines Bleidrahtes von gleichem Querschnitt eine Belastung von 1,9 bis 2,2 Kilo nötig ist“.

Alles, was ich sagte, gilt also für die flüssige Innenmasse und die ruhende Außenschicht, beide sind Zytoplasmamodifikationen, bei deren Entstehung die Verlagerung und Aufnahme von Wasser wahrscheinlichst eine Rolle spielen; aber es ist auch wahrscheinlich, daß die innere Masse an ergastischen Stoffen reicher ist als die äußere, denn das strömende Zytoplasma enthält ja die ergastischen Gebilde, ist sicher mit den Substanzen dieser übersättigt. Ob noch irgendeine ergastische Haut, sei es von Schleim (Pfeffer, S. 265) oder sei es von anderen Stoffen, bei den Plasmodien vorhanden ist, ist für unser Urteil gleichgültig. Die äußere Schicht der Plasmodien dürfen wir wohl als metabolisiertes Zytoplasma bezeichnen.

Als Repräsentant eines weiteren hierher gehörenden Typus von Vorgängen mögen die Verhältnisse der Pseudopodien der Foraminifere Polystomella crispa nach Doflein (1916, S. 4) geschildert werden.

Die äußeren zarten (die Achsenfäden höchstens 0,8 μ dick) Pseudopodien von Polystomella sind verästelt und verschmelzen vielfach miteinander zu einem Netz. Bei mikroskopischer und ultramikroskopischer Betrachtung erkennt man, daß sie aus einem

stärker lichtbrechenden meist schnurgeraden, äußerst zarten, stabilen Faden bestehen, welcher von optisch leerem, wenig körnigem strömendem Zytoplasma überzogen ist. „Der stäbchenähnliche, gerade gestreckte Achsenfaden besteht aus einer anscheinend festen Substanz (Stereoplasma), welche das flüssige Protoplasma (Rheoplasma) von außen wie ein Mantel umhüllt."

Das Wachstum der Pseudopodien findet folgendermaßen statt. „In der Regel sieht es (im Ultramikroskop) aus als schieße nur der Achsenstrang für sich allein auf. Der aus Rheoplasma bestehende Überzug derselben, welcher später bei gewöhnlicher Beleuchtung so gut sichtbar ist, scheint zu fehlen."

„Das Wachstum der Pseudopodien erfolgt durch Vermittlung des Rheoplasmas. Man sieht am Achsenfaden einen Tropfen flüssigen Protoplasmas nach vorn wandern. Ist er am Vorderende angelangt, dann schießt aus ihm ein neuer Achsenfaden auf. Im Moment des Vorschießens einer neuen Spitze erfolgt ein Rückströmen des umgebenden Rheoplasmas — —."

„Bei Beobachtung der Pseudopodien sieht man beständig vom Körper des Tieres aus neues Rheoplasma zufließen; es strömt oft, die Stränge des Netzwerkes stark verdickend, auf dem letzteren vorwärts, so gleichsam den Spitzen immer neue Reserven nachführend." „Die Art des Wachstums der Pseudopodien zeigt uns auf das Deutlichste, daß immer neues Stereoplasma aus dem Rheoplasma entstehen muß".

„Werden Pseudopodien langsam zurückgezogen, so können wir bei der Dunkelfeldbeleuchtung tatsächlich beobachten, daß der Achsenfaden verschwindet und daß seine Substanz mit dem Rheoplasma zurückfließt. Man hat den Eindruck, daß ein Lösungsvorgang vor sich geht, welcher sehr schnell abläuft."

„Wenn ich schön ausgestreckte Pseudopodiennetze, während ich sie bei Dunkelfeldbeleuchtung beobachtete, plötzlich reizte, dann erfolgte die Zurückziehung des Rheoplasmas so plötzlich, daß das Stereoplasma nicht mitgenommen werden konnte. — Man sah die Tröpfchen des Rheoplasmas rasch zentralwärts davongleiten. — Schließlich riß die letzte Verbindung mit dem Plasmahäufchen an der Schale des Tieres und das Netzwerk des nackten Stereoplasmas blieb isoliert für sich zurück (Taf. 2, Fig. 7 a). — Nach einigen Stunden zerfallen die Reste der Achsenfäden zu einer körnigen Masse."

Aus diesen Beobachtungen geht für uns hervor, daß das „Stereoplasma" wohl aus dem „Rheoplasma" entsteht, daß aber der Achsenfaden wahrscheinlich ein ergastisches Gebilde ist, denn wenn er aus einer metabolen Modifikation des Zytoplasmas bestände, so würde er wahrscheinlich die Fähigkeit haben, sich auch ohne „Rheoplasma" wieder zu verflüssigen, und es würden auch Anzeichen seiner Reizbarkeit hervortreten. Sichere Entscheidung darüber, ob ergastisch oder protoplasmatisch, läßt sich nicht treffen. Auch daß diese Achsenfäden wahrscheinlich keine alloplasmatischen Gebilde sind, geht daraus hervor, daß sie nicht reizbar sind.

Aus alledem geht wohl hervor, daß wir für jeden einzelnen Fall genauer untersuchen müssen, ob eine Schicht der Zelle er-

gastisch oder metabol ist. Die äußerste Schicht der Spermienköpfe der Metazoen (Koltzoff 1909) ist so z. B. vermutlich keine metabole, sondern eine ergastische Schicht.

3. Die mikroskopisch unsichtbare Außenschicht des Zytoplasmas.

In der Außen- und Innenpartie des Zytoplasmas der Myxomycetenplasmodien und den verschiedenen Partien des Zytoplasmabelags der Spirogyrazelle haben wir metabole Zytoplasmapartien kennen gelernt von verschiedenen Eigenschaften. Die sichtbare äußere metabole Zytoplasmapartie des Protoplasten („Ektoplasma") kann also je nach der Protoplastenspezies sehr verschieden sein, sie kann, wie wir sahen, dichter, zähflüssiger und dünner, leichtflüssiger als eine dazugehörige Innenschicht sein. Von diesen sichtbaren Schichten sind nun die mikroskopisch unsichtbaren Hautschichten durchaus zu unterscheiden. Wo eine metabole sichtbare Außenschicht vorkommt, ist nur ihre äußerste Schicht von unsichtbarer Dicke zur Hautschicht ausgebildet.

Es war Pfeffer, welcher (1877, S. 121), veranlaßt durch seine Untersuchungen über Osmose, den Satz aufstellte, daß alle Protoplasten eine „Plasmamembran" besäßen. Er betont schon (S. 123) das, was ich eben sagte, mit folgenden Worten: „Nennt man aber die ganze hyaline Umkleidung des Protoplasmakörpers Hautschicht, Hautplasma oder wohl am besten Hyaloplasma, so ist da, wo dieses eine dickere Schicht bildet, wahrscheinlich nur eine äußere Zone maßgebend für die diosmotischen Vorgänge, welche wir am Protoplasma beobachten." Über die Namen, welche Pfeffer benutzte, sagt er weiter: „Um dieses auszudrücken, habe ich mich entschlossen, diese diosmotisch bestimmende Schicht als „Plasmahaut" oder „Plasmamembran" zu bezeichnen, und es ist natürlich möglich, daß eventuell das ganze Hyaloplasma Plasmamembran ist, beide Begriffe also zusammenfallen."

Dazu müssen wir betonen, daß für uns jetzt beide Begriffe, wie gesagt, durchaus verschieden sind, wenn wir, wie Pfeffer hier, unter Hyaloplasma eine homogene Außenschicht verstehen.

Später hat Pfeffer (1890b, S. 188) Plasmahaut oder Plasmamembran oder „Hautschicht" als susammenfassenden Namen für „die äußere Plasmahaut" und die „Vakuolenwand" oder „Vakuolenhaut" benutzt. Wir haben es also vorerst mit der „Hautschicht" Pfeffer's zu tun und werden für dieses Gebilde diesen Namen beibehalten.

Obgleich schon W. Kühne 1864, Hurley 1906 und andere Ansichten über die Außenschicht der Zelle aussprachen, die einige Berührungspunkte mit Pfeffer's Hypothese haben, ist es doch Pfeffer's Arbeit, auf welcher auch die Physiologie der Tiere jetzt fußt. Die meisten Physiologen der Metazoen haben die Hautschichttheorie Pfeffer's angenommen. So Botazzi (1911, S. 214) und Brüel (1914, S. 812). Es sind demnach auch von der tierischen Zelle aus Schlüsse über die Zusammensetzung dieser Schicht gemacht worden.

Von dieser Hautschicht sagt nun Pfeffer (1877, S. 123) weiter: „Die obige Unterscheidung einer Plasmamembran ist nur mit

Rücksicht auf diosmotisches Verhalten vorgenommen und in morphologischer Hinsicht vielleicht überhaupt nicht geboten.“ Nach Pfeffer (S. 127) ist überall da eine Hautschicht anzunehmen, „wo das Zytoplasma der Protoplastenoberfläche Substanzen, z. B. Farbstoffe, nicht diosmieren läßt“. Pfeffer glaubt, daß jeder Zytoplasmabelag einer mit großer Zentralvakuole versehenen Zelle außen von einer Hautschicht, innen von einer ähnlichen Plasmahaut, der Vakuolenhaut, umgeben sei. Er sagt (1877, S. 236): „— gleicht die Zelle in osmotischer Hinsicht einen aus zwei ineinandergeschachtelten, ungleich großen Zellen gebildetem System“.

Als Pfeffer (1877, S. 134) nun solche Zellen mit gefärbtem Zellsaft mit 20 proz. Zuckerlösung plasmolysiert hatte und mit einer gleich starken Zuckerlösung, der auf 15—35 ccm 1 Tropfen Salzsäure zugesetzt war, 2—5 Stunden behandelte, „so war gewöhnlich schon die Ausdehnungsfähigkeit des Protoplasmas teilweise oder ganz vernichtet“ und hielt doch in 20 proz. Zuckerlösung den Farbstoff zurück. Auch (S. 136) dringen Farbstoffe, wie Anilinblau, Cochenille und Hämatoxylin so wenig wie zuvor ein. An so behandelten Wurzelhaaren von Hydrocharis konnte er sehen, daß von Rißstellen des erstarrten Plasmabelages aus Farbstoff in den Plasmabelag drang, der ihn, solange der erstarrte Plasmabelag intakt war, nicht erreichte. „Hier drang dann von der durch osmotischen Druck erzeugten Rißstelle aus der Farbstoff nicht nur in den Zellsaft, sondern verbreitete sich auch von jener Rißstelle aus allmählich in dem zwischen den Plasmamembranen eingeschlossenen toten Protoplasma.“

Danach hält es nun Pfeffer für „im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch schon der lebende Protoplasmakörper allseitig, gegen Zellhaut und Zellsaft hin, von einer wirklichen Membran umgeben ist“ (S. 139).

Diese Hautschicht ist ihm ein Differenzierungsprodukt des Zytoplasmas (1890b, S. 187), welches jederzeit wieder in Zytoplasma übergehen kann und keine „bestimmte Abgrenzung“ (1887, S. 124) gegen das Zytoplasma hat. Pfeffer betont auch, daß diese Hautschicht keine einfache Oberflächenschicht sei (1897, S. 93): „Schwerlich ist die Plasmahaut nur der direkte Ausdruck der natürlich unbedingt realisierten physikalischen Oberflächenspannung.“

Er betont dabei, daß die Annahme einer Hautschicht nur hypothetisch sei. (1897, S. 91): „Unsere Betrachtungen über den Stoffaustausch würden dem Wesen der Sache nach auch dann zu Recht bestehen, wenn in diosmotischer Hinsicht eine Differenz zwischen der Grenzschicht und der Innenmasse der Protoplasten nicht bestände, wenn also der ganze plasmatische Wandbelag einer Zelle wie eine dicke Plasmahaut wirksam wäre. Doch sprechen für die Berechtigung der Auffassung gewichtige Gründe, auf welche indes hier nur kurz hingewiesen werden kann.“ Was aber Pfeffer für diese Annahme anführt, ist durchaus nicht zwingend. Es ist daher selbsverständlich, daß sich manche Forscher ablehnend gegen diese Annahme verhalten, und manche Forscher, wie z. B. Moore und Roaf (1907), die in Betracht kommenden Erscheinungen

besser durch die Annahme eines hautschichtlosen Zytoplasmas glauben erklären zu können.

Höber (1914, S. 67) sagt: „Einen einwandfreien direkten Nachweis der Plasmahaut gibt es danach bisher überhaupt nicht. Dennoch erscheint Pfeffer's Einführung dieses Begriffes gerechtfertigt, um die Tatsachen in einfacher Weise zu deuten, und wenn im speziellen der optische Nachweis der Membran nicht geglückt, so ist demgegenüber zu bemerken, daß selbst eine Schicht von nur 1 $\mu\mu$ Dicke sich doch durch besondere, nichtoptische Eigenschaften kenntlich machen kann (siehe Freundlich, Kapillarchemie, 1909, S. 265 ff.)."

Es ist für uns, die wir wissen, daß das Zytoplasma eine Flüssigkeit ist, selbstverständlich, daß dieses eine von der Innenmasse des Zytoplasmas verschiedene molekularphysikalische Oberflächenschicht besitzt, da sich ja nach J. W. Gibbs (Thermodynam. Studien, Leipzig 1892, S. 258) die ergastischen Organstoffe, welche die Oberflächenspannung des Zytoplasmas erniedrigen, in der Oberflächenschicht ansammeln müssen. Diese Oberflächenschicht muß aber von der gesetzmäßig molekularphysikalisch bedingten Oberflächenschicht soweit in ihrer Zusammensetzung abweichen, als es für die für die Erhaltung der Spezies vorteilhafte Arbeit der Hautschicht verlangt.

Vom biologischen Standpunkte aus kommt man zur Annahme einer Hautschicht vorzüglich durch die Überlegung, daß die regulatorischen Veränderungen, welche das vorteilhafte Wahlvermögen der Zelle fordert, kaum von dem ganzen Zytoplasma ohne Störung seiner sonstigen Leistungen ausgeführt werden können. Eine mit den nötigen Fähigkeiten ausgerüstete Grenzschicht wirkt entlastend für das Gesamtzytoplasma. In ähnlichem Sinne sehen wir bei Pflanzen- und Tierzellen vielfach an der Peripherie des Protoplasten ergastische hemipermeabele Häute die Hautschicht entlasten.

Auch folgender Satz Pfeffer's ist beachtenswert (1890, S. 25): „Mit einem einfachen Flüssigkeitshäutchen könnte außerdem nicht wohl erreicht werden, daß die Grenzschicht so viele Stoffe nicht diosmieren läßt, welche im inneren Zytoplasma leicht diosmieren."

Die diosmotischen Eigenschaften des Protoplasten waren es, welche zur Annahme einer Hautschicht führten. Ebenso sind die diosmotischen Eigenschaften, welche uns die mikroskopische lebende Hautschicht zeigt, die Grundlagen für eine Reihe von Hypothesen über den Bau der Hautschicht. Es ist hier nicht der Platz, auf alle diese Hypothesen einzugehen, wir wollen nur zwei als typische Beispiele kurz besprechen. Im übrigen verweise ich auf Botazzi (1911, S. 214), Czapek (1913, S. 54), Höber (1914).

Sehr anregend auf die Forschung hat die „Lipoidhypothese" Overton's gewirkt (Overton 1895, 1899, 1900). Sie stützt sich auf die Erfahrung, daß die Durchlässigkeit der Hautschicht für eine gelöste chemische Substanz um so größer ist, je größer ihr Verteilungsquotient — fettes Öl : Wasser — ist, und meint danach auch, daß die Hautschicht fettähnliche Substanzen enthalte, welche die Substanzen im allgemeinen je nach ihrer Fettlöslichkeit leichter

oder schwerer in die Zelle eintreten ließen. Als solche fettähnliche Substanzen, welche zur Erklärung der diosmotischen Eigenschaften der Hautschicht besonders geeignet erschienen, betrachtete er Lecithine und Cholesterine.

Ein ausreichender Beweis für die Richtigkeit der Annahmen der Lippoidtheorie ist nicht erbracht. Daß das Verhalten nicht aller Substanzen den Regeln der Theorie entspricht, ist kein Argument gegen sie, denn vorteilhaft arbeitende Maschinenkräfte des Protoplasten können Ausnahmen schaffen. Es ist aber durchaus wahrscheinlich, daß die Eigenschaft der Durchdringung der Hautschicht und die Eigenschaft der Fettlöslichkeit für jede Substanz ganz voneinander unabhängig, nur Parallelerscheinungen sind. Ähnliches ist ja mehrfach bekannt. Robertson (Arch. di Fisiologie 7, 1910, S. 189) z. B., zeigte, daß sehr dünne Häute von Eiweißkörpern sich so verhalten, wie sich die Hautschicht nach Overton's Theorie verhalten muß. Nach Warburg und Wiesel (Pflüg. Arch. 144, 1912, S. 465) folgt die Hemmung der Wirkung der Zymase und das Fällungsvermögen fettlöslicher Stoffe gegen Hefepreßsaft denselben Regeln, wie die Fettlöslichkeit. Battelli und Stern (Biochem. Zeitschr. 52, 1913, S. 226, 253) fanden ähnliches.

Auch die Tatsachen, welche Hansteen-Cramer (1914. 1919) beobachtete, sagen nichts für die Overton'sche Lipoidtheorie aus. Hansteen fand (1914), als er die Wurzeln von Pflänzchen in eine Lösung, welche 0,02 Mol. MgN_2O_6 enthielt, eintauchen ließ, bis die Streckungszone der Wurzeln zu erweichen begann, daß diese in die Lösung Stoffe ausschieden, welche eine weiße Trübung derselben verursachten. Teilweise waren diese Stoffe in Wasser „unlöslich", aber in Alkohol und in Äther „leicht löslich", „Lipoidstoffe". (Über Lipoidstoffe siehe dieses Buch S. 38.)

Ferner zerrieb Hansteen Wurzelspitzen sehr fein, wusch die zertrümmerten Zellwände sorgfältigst mit Wasser und konnte nun aus ihnen ausziehen 13,2%, 10,4%, 4,9%, 3,7%, 3,06%, 3,28%, 5,5% der Trockensubstanz an alkohollöslichen Stoffen. Hansteen nimmt nun an, daß diese Lipoidstoffe, welche „hauptsächlich aus Fettsäuren neben kleinen Mengen von näher zu bestimmenden phytosterinartigen Stoffen bestehen", alle aus der Zellwand stammen, alle Bestandteile dieser sind.

Diese Vorstellung ist sicher unrichtig, und sehr wahrscheinlich sind die Tatsachen folgendermaßen aufzufassen. Die Lipoide, welche von den erkrankten Zellen ausgeschieden werden, stammen aus dem Protoplasten und sind durch die Membran hindurch gewandert. Zweitens sind die in den isolierten Zellwänden gefundenen „Lipoide" erst von den Zellwänden aufgenommen worden, als diese mit den langsam absterbenden „lipoidhaltigen" Protoplasten sehr innig und lange Zeit verrieben wurden. Zellwände sind, wie Stärkekörner, äußerst porös und absorbieren mit ihrer ungeheuer großen inneren Oberfläche mancherlei Stoffe. Wir wissen ja auch, daß Fett und Fettsäuren leicht in Zellmembranen eindringen, und daß alkoholösliche Sekrete wahrscheinlich (siehe dieses Buch S. 310) durch die Membran wandern können. Die Tatsache, daß die zerriebenen Zellwände so wechselnde Mengen (3% und 13%) von Lipoiden enthielten, spricht nicht für, sondern gegen Hansteens Ansicht.

Hansteen findet nun weiter (1919), daß auch aus in destilliertem Wasser bei 30 Grad liegenden Zellen „Lipoide" (phytosterinartige Stoffe, Phosphatide, kalziumhaltige Lipoide, „Fettsäuren") austreten. Diese Erscheinung ist ebenso zu verstehen wie der Austritt der „Lipoide" aus den Zellen in der Magnesiumlösung. Daß bei wiederholter Behandlung der Zellen mit destilliertem Wasser immer neue Mengen von Lipoiden austreten, stimmt gut mit meiner Anschauung.

Hansteens Versuchsresultate lassen keinen Schluß auf die Zusammensetzung der Hautschicht zu, auch kann man nicht daraus schließen, daß die Zellhaut von Zytoplasma homogen durchdrungen sei (S. 387).

Zuletzt unterstützen, wie ich sagte, die Resultate auch „Overton's Theorie von einer reinen Lipoidnatur der plasmatischen Grenzschichten" (S. 388) durchaus nicht.

Zu einer zweiten Kategorie gehört die Hypothese Ruhland's (auch die von Ostwald, Zeitschr. f. phys. Chem. 6 Bd., 1890, S. 71 und Traube, Arch. f. Anat. und Physiol. 1867, S. 87). Dieser (1908, 1908a, 1912, 1912a, 1912b, 1913, 1913a, 1914) beschäftigt sich eingehend mit unserer Frage. Er zeigte zuerst, daß es fettlösliche Anilinfarbstoffe gibt, welche nicht durch die Hautschicht dringen, und fettunlösliche, welche durch sie in die Zelle einwandern und benutzt diese Tatsachen als Argument gegen die Lipoidtheorie[1]). Weiter (1912a) untersuchte er basische und saure Farbstoffe auf ihre Fähigkeit, in Gelatinegallerte einzudringen und ebenso auf ihre Fähigkeit, die Hautschicht zu durchwandern und fand Parallelität zwischen beiden Fähigkeiten. Dieses veranlaßte ihn zur Aufstellung der Hypothese, daß es sich bei dem Eindringen der Farbstoffe in den Protoplasten nicht um ein Lösungsphänomen handelt, sondern um einen Filtrationsprozeß, bei welchem die Gallerte der Hautschicht als Ultrafilter wirkt. Auch mit einigen zelleignen Kolloiden stellte er Untersuchungen an, und auch diese fügten sich der Ultrafilterregel.

Nebenbei sei bemerkt, daß bei Aufstellung beider Arten von Hypothesen meines Erachtens die Beziehung zwischen Giftigkeit eines Stoffes für eine Zellspezies und Fähigkeit desselben zur Durchdringung der Hautschicht derselben Zellart nicht genügend berücksichtigt worden ist. Der für eine Zellspezies giftigste Stoff dringt meist am schnellsten durch deren Hautschicht, während die Gebrauchsstoffe der Zellspezies in der Regel am langsamsten diosmieren. Eine genaue Untersuchung der Tötungszeiten gleicher Konzentrationen der Stoffe für eine bestimmte Zellspezies, bei gleicher Temperatur würde hierüber Aufschluß geben.

Die diosmotischen Leistungen der Hautschicht sind nicht die alleinigen Leistungen der Hautschicht. Es ist klar, daß sie zweitens auch bei dem Aufbau der ergastischen Membranen der pflanzlichen und tierischen Zellen beansprucht werden muß. Und zwar können sowohl von der primären als auch von der sekundären Hautschicht ergastische Membranen ausgeschieden werden. Für die Fähigkeit der sekundären Hautschicht, Membran zu bilden, sprechen die Erfahrungen bei der Plasmolyse, bei welcher ja die primäre Hautschicht ganz oder teilweise verloren geht, und die neugebildete Hautschicht doch Membran zu bilden vermag. Solches lehren z. B. die Versuche von Küster (1910, S. 694) mit in Zellen von Allium cepa.

Die Versuche von Klebs (S. 50) mit in Stücke zerschnittenen Vaucheriafäden zeigen uns, daß auf den Schnittflächen des Protoplasten, welche sicher eine sekundäre Hautschicht erzeugen müssen, Kohlehydratlamellen entstehen. Klebs wendet sich dabei selbst energisch gegen die Annahme, daß auch hier die primäre Hautschicht die Zellmembran bilde. Dabei ist aber noch darauf hinzuweisen, daß auch innerhalb des Zytoplasmas, wie wir später sehen werden, Membran entstehen kann.

Der Verlust der primären Hautschicht, den die behäuteten Protoplasten bei der Plasmolyse erleiden, ist ein für uns inter-

[1]) Siehe auch Ruhland in Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 10. Bd., 1915, S. 101.

essanter Vorgang, den wir etwas eingehender besprechen wollen. Versuche von Townsend (1897), in denen die Zellen in 10—50 proz. Rohrzuckerlösung plasmolysiert wurden und Stücke des Protoplasten Zellenmembran bildeten, liefern Beispiele für die Bildung von Membran durch die kontrahierten Protoplasten, die wahrscheinlich teilweise eine primäre, teilweise eine sekundäre Hautschicht besaßen.

Eine gute Schilderung des Verhaltens des Zytoplasmas bei der Plasmolyse gibt Hecht (1912), welcher hauptsächlich mit Epidermiszellen von Allium cepa und mit Dextrose- oder Kaliumnitratlösung arbeitete. Er sagt (S. 21): „Unter der langsamen Einwirkung der plasmolysierenden Lösung nimmt die Plasmaschicht, die zuvor auf der Innenseite der Zellwand einen gleichmäßigen Belag gebildet hatte, allmählich merklich an Dicke zu. Die Plasmaschicht erreicht hierbei oft ungefähr die dreifache Stärke des ursprünglichen Belages. Schließlich sieht man das so gedehnte Plasma an einer oder an mehreren Stellen in seinem Innern zerreißen.“ Dieses Abheben und Klebenbleiben eines Teiles des Zytoplasmas an der Membran haben schon Pringsheim (1854), Nägeli (1885) und Hofmeister (1867) beschrieben. Die ganze Zytoplasmamasse zerreißt also in sich (S. 32), und ein Teil des Zytoplasmas bleibt an der Zellwand sitzen, in dem oft Bewegungen ergastischer Ante und auch manchmal Chloroplasten beobachtet werden, so daß sicher nicht nur die Hautschicht des Protoplasten an der Zellmembran haften bleibt. Im Anfang des Abreißens des an der Wand verbleibenden Zytoplasmateils von der sich kontrahierenden Hauptmasse des Protoplasten erscheinen unter der Zellwand kleine Blasen. Nun werden zwischen dem an der Wand sitzen bleibendem Zytoplasma und der Hauptmasse beide Massen verbindende Zytoplasmafäden ausgezogen, wie es schon Pringsheim (1854, S. 12), Bower (1883), Gardiner (1884), de Vries (1885), Klebs (1886—1888), Chodat und Boubier (1898), Strasburger (1901, S. 563) und andere beschrieben haben. Diese Fäden ziehen nach Tüpfeln und tüpfelfreien Wandstellen und werden aus homogenen und körnchenhaltigem Zytoplasma gebildet (S. 23). Dabei nimmt das an der Wand verbleibende Zytoplasma oft die Form eines Netzes mit wenig Anastomosen und in den Maschen liegenden freien, sich verzweigenden, oft von dickeren Massen ausgehenden Fäden an (S. 35).

Bald erfolgt ein Zerreißen der Zytoplasmafäden, welche die kontrahierte Hauptmasse des Protoplasten mit dem auf der Zellwand sitzen gebliebenen Zytoplasma verbinden; an irgendeiner Stelle eines Fadens, oft dicht an der Zellwand, oft näher der sich mehr und mehr abrundenden Hauptmasse findet das Durchreißen der Zytoplasmafäden statt (S. 29), welche dann in das übrige Zytoplasma einbezogen werden.

Die beschriebenen Vorgänge können wir verstehen, wenn wir annehmen, daß die Hautschicht das Plasmolytikum schnell in das mittlere Zytoplasma eindringen läßt, während zugleich das Wasser, welches aus der Zentralvakuole herausgepreßt wird, das mittlere Zytoplasma verdünnt. Zugleich verkleinert sich das an der Vakuolhaut adhärierende Zellsaftant und dehnt dadurch das Zyto-

plasma aus, so daß dieses zerreißt, und die Hautschicht zum Teil oder ganz, zugleich mit einem Teil des Zytoplasmas an der Zellwand zurückläßt. Die Hauptmasse des Zytoplasmas bildet dann eine neue Hautschicht und kontrahiert sich mit dem Zentralzellsaftant.

Pfeffer (1890 b, S. 269) meinte, die Zytoplasmafäden zwischen Hautschicht und Hauptmasse „entstammten der Hautschicht", während wir sahen, daß sie meist aus Zytoplasma entstehen.

Die Adhäsion des Zytoplasmas an der Zellwand ist stark und kommt bei der Plasmolyse anscheinend nur dann nicht zur Geltung, wenn die Hautschicht durch das Plasmolytikum getötet wird, wie es bei meinen unten mitgeteilten Versuchen mit Spirogyra der Fall war. Hecht (S. 53) glaubt auch an eine „innige Wechselbeziehung (Verwachsung) beider Komponenten". Klebs (1886 bis 1888, S. 509) betonte, daß sich bei den ersten Stadien der an einer Schnittfläche der zerschnittenen Vaucheriaschläuche entstandenen Zellhaut durch Reagentien keine Trennung von Zytoplasma und Zellhaut erreichen lasse, der Zusammenhang beider sei noch ein sehr inniger. Deutlich tritt diese Verankerung der Hautschicht an der ergastischen Zellwand bei den folgenden Versuchen mit Tradescantiahaaren hervor.

Mit dieser festen Verbindung der Hautschicht des Zytoplasmas mit der Zellwand steht auch die Erfahrung Noll's im Einklang. Die feste Lage der Hautschicht ist nach Noll (1903, S. 329 und 401) für die Perzeption bestimmter Orientierungsreize von Bedeutung. Pfeffer (1897, S. 367 und 636) stimmt der Anschauung Noll's bei, wenn er sie auch nicht für bewiesen hält. Nach unseren jetzigen Erfahrungen ist man noch geneigter, die Perzeption gewisser Orientierungsreize als eine Funktion der Hautschicht aufzufassen.

Damit hätten wir die dritte Leistung der Hautschicht festgelegt.

Schon Pfeffer (1877, S. 134) hat, wie wir sahen, gesehen, daß beim Liegen plasmolysierter Zellen im angesäuerten Plasmolytikum eine Erstarrung der Außenschicht des Zytoplasmabelages eintrat. Küster (1910) hat ebenfalls eine solche Veränderung — anscheinend der sekundären Hautschicht — beim Liegen im Plasmolytikum beschrieben. Er sagt (S. 703): „Plasmolysiert man Epidermispräparate von Allium cepa mit n-Calciumnitrat, so zerreißt in zahlreichen Zellen die Plasmamasse in zwei, gelegentlich in drei oder mehr Stücke. — Macht man nach einigen Stunden durch Aussüßen des Präparates mit Wasser die Plasmolyse wieder rückgängig, so vereinigen sich die Plasmastücke wieder miteinander, unmittelbar nach der ersten Berührung, in welcher die durch Wasseraufnahme schwellenden Plasmastücke kommen, fusionieren sie miteinander (Küster 1909). Nicht nur Teilstücke von Zellen, sondern auch unzerteilte Zellenleiber, die man nach Plasmolyse und nach gewaltsamer Öffnung ihrer Zellulosehülle durch Wasserzutritt zum Schwellen bringt, können miteinander fusionieren und abnorm große, mehrkernige Zellen liefern (Küster 1910). Bei länger anhaltender Plasmolyse treten an der Oberfläche der Protoplasten und Protoplastenstücke irgendwelche Veränderungen ein, derart, daß nach Rückgang der Plasmolyse die Protoplasmamassen

nicht mehr miteinander sich vereinigen können. Wiederholt man die Versuche mit Epidermispräparaten von Allium cepa in der Weise, daß man erst nach etwa 24stündiger Plasmolyse die wasserentziehende Lösung beseitigt und auswäscht, so tritt keine Verschmelzung der durch Plasmolyse getrennten Plasmaballen ein."

Auf S. 698 berichtet er folgendes:

„In den mit saurer Lösung plasmolysierten Zellen wird nach Zufluß von reinem Wasser und nach dem Absterben der Protoplasten ein sehr feines Oberflächenhäutchen sichtbar, welches schließlich außer der um den Kern sich häutenden Plasmaansammlung als einziger Rest des Zellenleibes übrig bleibt. Es liegt die Vermutung nahe, daß eben dieses Häutchen es ist, welches den normalen Rückgang der Plasmolyse aufhält oder wenigstens hierzu beiträgt. An den nachträglich mit Alkali behandelten Protoplasten ist von diesem Häutchen beim Absterben und Zerfließen der Zellenleiber nichts mehr zu erkennen; es scheint demnach ein kurzer (etwa 1stündiger) Aufenthalt in n/40 — NaOH zu genügen, das Häutchen zur Lösung zu bringen, gleichviel, ob das alkalische Medium, das den Zellenleib umspült, das lösende Agens ist oder das Plasma durch das alkalische Bad befähigt wird, die von ihm gebildete Oberflächenhaut selbst wieder zu lösen. Bringt man die aus saurem Medium stammenden Präparate, deren Zellen durch raschen Wasserzutritt zum Absterben gebracht wurden und deren Plasmaoberflächenhäutchen deutlich sichtbar sind, in n-Rohrzucker + n/40 — NaOH, so erweisen sich auch nach 24 Stunden die Häutchen noch als intakt. Nach mehrstündiger Behandlung mit n-NaOH sah ich sie dann endlich schwinden."

Übrigens hat auch schon Klemm (1895, S. 652) eine hierher gehörende Beobachtung gemacht, als er die Protoplasten der Haare von Momordica durch „elektrische Schläge" tötete. Er sah zuerst „die innere Hautschicht des Plasmas platzen". „Lebendig geblieben war vom Zytoplasma nur noch die äußere Hautschicht."

Die Entstehung festerer Außenschichten wurde auch unter anderen Verhältnissen beobachtet. Prowazek (1907, S. 740 u. f.) fand, daß der Protoplast von Bryopsis-Zellfäden manchmal in Tropfen zerfällt; „gleichzeitig bildet sich an der Peripherie eine Niederschlagsmembran aus, von der sich der Protoplast abermals unter Fadenspinnung zurückziehen kann, um wieder eine neue Membran zu bilden." Wie wir diese Membran, vorzüglich aber die sich um Plasmaballen, welche aus verletzten Zellen von Bryopsis, Vaucheria usw. austraten, bekanntermaßen leicht bilden, auffassen sollen, ist fraglich. Es ist möglich, daß sie metabole Zytoplasmaschichten sind, es ist auch möglich, daß sie rein ergastischer Natur sind. Daß sie eine rein molekular-physikalische Niederschlagsmembran sind, ist ganz unwahrscheinlich, und daß bei ihrer Bildung hydrophile Kolloide (Haptogenmembran) eine Rolle spielen, ist möglich, aber durchaus unbewiesen.

Mit dem Mikroskop ist die Hautschicht niemals gesehen worden, weder an lebendem noch an fixiertem und gefärbtem Material.

Auch mit dem Ultramikroskop läßt sich eine Hautschicht nicht sicher nachweisen.

Ich plasmolysierte Epidermiszellen der Zwiebelschuppen mittels 10 proz. Salpeterlösung und betrachtete die Präparate sofort nach Plasmolyse im Dunkelfeld mit Immersion $^1/_7$ von Zeiss. An den Rändern der sich kontrahierenden Hauptmassen der Protoplasten, von dem aus zahlreiche, äußerst feine, glänzende Fädchen nach der Zellmembran strahlen, konnte man wegen der starken Reflexe meist nichts sehen, oder man sah bei sorgfältigster Einstellung der

Beleuchtung an den Grenzflächen keine Hautschicht, die ergastischen Körnchen allein leuchten. Nur dann, wenn sich ein Protoplast sanduhrförmig eingeschnürt hatte, trat an der Brücke eine äußerst zarte Grenzlinie auf, ähnlich, aber noch feiner als ich sie in Fig. 216 für die Vakuolenwand darstellte. Vielleicht ist dort eine etwas dichtere Schicht gebildet worden.

4. Die mikroskopisch unsichtbare Vakuolschicht der Zellsaftvakuolen.

Wir wollen uns nun weiter mit der metabolen Grenzschicht des Zytoplasmas gegen die Zellsaftvakuolen beschäftigen, welche wir als „Vakuolschicht" bezeichnen wollen.

Ihre Existenz ist stets von denen angenommen worden, welche an eine Hautschicht glaubten. Hartig (Leben der Pflanzenzelle 1844, S. 8) und Nägeli (Pflanzenphysiolog. Unters. 1855, I, S. 9) nahmen schon eine die Zellsaftvakuolen begrenzende Haut an. Hofmeister (1867, S. 6) bezeichnet sie als eine „hautähnliche dichtere Schicht", die „in anschaulichster, dem Auge direkt wahrnehmbarer Weise" hervortritt (S. 3). Hanstein (1870) ist von dem Vorhandensein einer Vakuolhaut überzeugt; er sagt S. 223: „Kurz der Vergleich aller optischen Eindrücke für und wider diese Annahme hat den Vortragenden vollkommen davon überzeugt, daß für die normalen Verhältnisse im Pflanzen-Protoplasma die einer, wenn auch noch so zarten und oft dem Auge durchaus nicht erreichbaren, so doch ihrem Gefüge nach membranartigen Umhüllung der Protoplasmaströme die weitaus wahrscheinlichere ist. Freilich hat man sich, wie auch Brücke besonders von verwandten tierischen Gebilden nachgewiesen hat, diese Hülle nicht als eine nach innen ebenso scharf wie nach außen abgegrenzte Wand zu denken, sondern nur als eine durch dichtere Lagerung der Moleküle fester gestaltete, die selbständige Form veranlassende Außenschicht, welche nach innen allmählich in weichere und undichtere Schichten und endlich in den Flüssigkeitszustand des strömenden Plasmas übergeht, zwischen dessen Bahnen innerhalb noch wieder hier und da festere Verbindungen angenommen werden können. Hält man sich nun aber hiervon überzeugt, so wird freilich auch die Vorstellung kaum vermeidbar sein, daß auch das auf der Innenseite des Primordialschlauches strömende Plasma gegen den Zellraum von ähnlicher, wenn auch vielleicht noch zarterer Hautschicht begrenzt ist."

Pfeffer (1877, S. 126, 236) ist der Meinung, daß „das Protoplasma auch gegen den Zellsaft hin durch eine Plasmamembran eine membranartige Schicht abgegrenzt sei." Er (1890, S. 338) meint, Hautschicht und Vakuolschicht seien „nur durch die räumliche Lage und die damit verknüpften Verhältnisse unterschieden, können demgemäß mit dem Platzwechsel auch direkt ineinander verwandelt werden". Es ist das wohl nur ein etwas auf die Spitze getriebener Ausdruck dafür, daß beide metabole Zytoplasmagebilde seien. Ich halte beide entsprechend ihrer verschiedenen Aufgaben für recht verschieden, wenn auch ihre Bausteine teilweise einander gleich sein können.

Besonders hat sich Hugo de Vries (1885) mit der Vakuolschicht beschäftigt. Er behandelte ein Zentralzellsaftant führende Zellen, vorzüglich die von Spirogyra nitida mit 10 proz. Kalisalpeterlösung, welche mit Eosin gefärbt war. Nachdem Plasmolyse eingetreten war, blieben die Zellen meist noch stundenlang unter Deckglas in dem Plasmolytikum liegen (S. 471). „Nach $^1/_2$—2 Stunden fangen die äußeren Schichten des Zytoplasmas an zu sterben („erstarren", S. 467), wobei sie stellenweise zerreißen, sich kontrahieren und den Farbstoff aus der umgebenden Salzlösung in sich anhäufen."

„Die Wand der Vakuolen bleibt aber noch stundenlang frisch und gespannt und für Farbstoffe undurchlässig". Das heißt, es findet sich dann das Zellsaftant von Spirogyra, mehr oder weniger verkleinert im Innern der Zelle dicht umschlossen von Zytoplasma; de Vries nennt es auch eine Blase. „Dringt die Salpeterlösung rasch in die Zelle ein, so verursacht sie oft keine Plasmolyse, sondern tötet sofort die äußere Schicht des Protoplasten, und es bleibt nur die Wand der Vakuole am Leben. Es kann dies so plötzlich geschehen, daß die Hautschicht und die Chorophyllbänder sich nicht merklich kontrahieren."

Wie die Zytoplasmafäden und der Kern von Spirogyra sich bei der Plasmolyse mit 10proz. Salpeterlösung verhalten, habe ich für Spirogyra grassa beschrieben. Es bildet sich bei der Plasmolyse bald eine einfache Zentralvakuole, und man kann nun annehmen, daß es deren Vakuolschicht ist, welche sich bei Kontraktion des Zellsaftantes, diesem folgend, abhebt. Es kann also früh die Blase ungefähr die Form der Zelle annehmen. de Vries sagt S. 474: „Häufig verfolgte ich die Kontraktion dieser Blasen von Anfang an. Zuerst haben sie selbstverständlich eine zylindrische Form, indem sie dem äußeren Protoplasma überall dicht angeschmiegt sind, mit Ausnahme der Mitte der Zelle, wo sie den Kern und das den Kern befestigende Plasma berühren. Ich sah sie sich zuerst an ihren Enden ablösen, den Zylinder kürzer, aber nicht gleichzeitig dünner werden; bald waren sie in der Längsrichtung fast genau viereckig, und erst dann fingen sie an, sich zu Kugeln abzurunden. Es beweist diese Beobachtung auch, wenn das noch nötig sein sollte, daß die kugeligen Blasen faktisch keine anderen Gebilde sind, als die schon in der normalen Zelle vorhandenen Wandungen der Vakuole."

Selbstverständlich ist diese Beschreibung insoweit unrichtig, als es Zytoplasmafäden und Kern betrifft, deren Verlagerung de Vries nicht sah. Keinesfalls ist die „primäre" Vakuolschicht abgehoben, denn die Zytoplasmafäden flossen ja zusammen, und die innerste Schicht des Zytoplasmabelages mit ihrem feinen Faden- und Lamellenwerk floß bei der Plasmolyse ebenfalls zusammen und beide miteinander bildeten einen glatten Plasmabelag mit einer „sekundären" Vakuolschicht. Diese kann nun die Grundlage für die das kontrahierte Zellsaftant umschließende Blase bilden.

Kurz nach Abreißen der Blase sieht man um das Zellsaftant nie eine Doppelkontur, auch diese aus der sekundären Vakuolschicht hervorgegangene Blase ist mikroskopisch nicht sichtbar. Auch de Vries (S. 510) sah nie eine doppelte Kontur.

Die unsichtbare Blasenwand ist anfangs fast impermeabel für die im Zellsaft gelösten Stoffe, auch für sehr leicht diffusible Salze (S. 541, 561). Sie erstarrt über 60° C (S. 521), verhält sich dabei ein wenig resistenter als der Protoplast (S. 522) und läßt sich mit Osmiumsäure, Quecksilberchlorid, Silbernitrat, Jod (S. 513, 514) fixieren.

„Allmählich erfährt die in der Salpeterlösung liegende Blase gewisse Veränderungen. Sie verliert langsam und stufenweise die Eigenschaften, welche für sie im lebenskräftigen Zustande, im normalen Verbande charakteristisch waren, um schließlich kontinuierlich in den völlig erstarrten Zustand überzugehen." Dabei wird die Permeabilität langsam größer, es wird „die Wand zuerst für leicht diffundierende Stoffe zuletzt für Farbstoffe wegsam." Als Beweis für die wachsende Permeabilität gilt die nachträgliche Ausdehnung des plasmolysierten Protoplasten in dem Plasmolytkium (S. 549, 554). Zugesetzte Gifte (Salzsäure, Ammon, Jod) beschleunigen die Zunahme der Permeabilität. Die Blasenwand verliert ferner nach und nach die Fähigkeit, sich zu dehnen (S. 532).

Liegt die Blase längere Zeit (6 Tage, S. 509) in Salpeterlösung, so erstarrt sie. (Ich fand schon nach einem Tage bei meiner Spirogyra einige erstarrte Blasen). Die Wand der erstarrten Blase ist „hyalin (S. 509) und von glatter und wie gespannter Oberfläche, aber sie ist völlig steif und spröde" brüchig und ohne Spannung. Sie ist permeabel für alle Substanzen (S. 510), durch Eosin oder Jod wird sie nur sehr schwach gefärbt (S. 511), und die ohne Kontraktion erstarrte Blase von Spirogyra nitida erschien schon bei 300facher Vergrößerung doppelt konturiert (S. 498).

de Vries (S. 477) und Went (1888, S. 302—315 und 1899) haben solche Blasenhäute aus allen untersuchten kleinen und großen Zellsaftvakuolen erhalten. In Fig. 4, Taf. 23 hat de Vries in a die erstarrte Wand einer kontrahierten Vakuole abgebildet; sie wäre nach der Zeichnung ungefähr 8 μ dick. Ich fand die Wand kugelförmig zusammengezogener erstarrter Blasen von Spirogyra nur 1 μ dick.

Nach diesen Untersuchungsresultaten darf man sich wohl folgende Vorstellung machen.

Jedes Zellsaftant ist von einer unsichtbaren metabolen, in das übrige Zytoplasma kontinuierlich übergehende Vakuolschicht umgeben, welche gegen das plasmolytische Reagens besonders widerstandsfähig ist. Sie haftet an dem Zellsaftant fest und kontrahiert sich bei Verkleinerung des Zellsaftantes, stets die Form des Zellsaftantes behaltend. Es kann sein, daß sie dabei nach innen zu hautbildende ergastische Organstoffe abscheidet, und daß sie selbst auf Kosten noch lebenden Zytoplasmas in die Dicke wächst. Sie reißt sich bald von der Hauptmasse des Zytoplasmas los, während diese durch Wasser verdünnt wird und bald abstirbt.

Die Vakuolhaut kann jederzeit neu gebildet werden. Das zeigt schon meine Beobachtung an Spirogyra, deren Vakuolhaut bei der Plasmolyse durch 10proz. Salpeter stets sekundär ist.

Pfeffer zeigte auch, daß eine Zellsaftvakuolhaut sich neu um ein neu vom Zytoplasma gebildetes Zellsaftant bilden kann.

Pfeffer (1890b, S. 199) brachte z. B. in das Zytoplasma von Chondrioderma difforme, welche in gesättigter Asparaginlösung lag, etwa 80 μ große Stücke von Asparagin. Es finden sich dann die Asparaginkriställchen zum allerkleinsten Teil in Vakuolen, während die meisten direkt dem Protoplasma eingebettet sind. Er wusch dann das Präparat mit warmen Wasser aus, und es lösten sich die Kristalle, ohne daß um sie Zellsaft ausgeschieden wurde (S. 201, 215), oder es sammelte sich um jeden Kristall Zellsaft an, so daß ein Zellsaftant entstand, in welchem sich der Kristall zuletzt völlig löste. Dann ist auch eine Vakuolschicht um das Zellsaftant entstanden, die sich, soweit man sehen kann, verhält wie normale Vakuolschichten von Chondrioderma. Die neu gebildeten Zellsaftvakuolen können sich teilen (S. 218), können verschmelzen (S. 219); Asparagin, Gips, Methylenblau exosmieren aus ihnen, nicht aber Anilinblau; feste Partikel können sie aufnehmen und ausstoßen, (S. 203) und sie nehmen auch durch stärkere plasmolytische Wirkung an Größe ab.

Wie ich (S. 385) bemerkte, wäre es erlaubt, anzunehmen, die Kristalle könnten auch von vornherein in schon vorhandene Zellsaftante hineingeraten sein, deren geringe Menge von Zellsaft unbemerkt geblieben sei. Dieses Bedenken wird aber doch durch den Nachweis zerstreut (S. 214), daß Asparaginkristalle, welche größer sind als eine Zellsaftvakuole von dieser nicht aufgenommen werden.

Also können Zellsaftvakuolschichten auch hiernach durch Metabolie des Zytoplasmas und zwar im normalen und metabolen Zytoplasma (S. 216) entstehen.

Auch durch verschiedene andere Einflüsse kann Zellsaftvakuolenbildung hervorgerufen werden. Durch Druck auf die Zelle hat Degen (1905, S. 206) bei Glaucoma 2,5—3 μ große Vokuolen entstehen sehen, ebenso durch Auswaschen von Infusorien mit Wasser (S. 204). Bei Behandlung der Zellen mit starken Induktionsströmen sah Klemm (1895, S. 651) Vakuolen entstehen. Am besten ist solche Entstehung von Vakuolen durch Einwirkung von Alkalien auf die Zelle zu erreichen und untersucht worden. Klemm (1895), Bokorni (1896, S. 363), Ewart (1903), Degen (1905), Vouk (1912) haben mit Alkalien gearbeitet. Benutzt sind Ammoniak, Ammoniumkarbonat, Ätzkali, Ätznatron und Alkaloide, wie Koffein und Nikotin, usw. Alle Alkalien scheinen ähnlich zu wirken.

Klemm (S. 661) sagt von den durch Alkalien entstandenen Vakuolen: Die entstehenden Vakuolen sind wirkliche Neubildungen innerhalb des Protoplasmas und nicht etwa durch Abtrennung vom Saftraum entstanden. Das geht daraus hervor, daß, wenn die Zellen von Natur farbigen oder künstlich gefärbten Zellsaft besitzen, der ursprüngliche Saftraum durch seine Färbung deutlich von den neu gebildeten farblosen Vakuolen zu unterscheiden ist. — Die Vakuolenbildung muß übrigens nicht immer bestimmt zum Tode führen, selbst wenn die Vakuolisierung einen so hohen Grad erreicht hat, wie es in Fig. 6, Taf. 9 für eine Trianeazelle nach Einwirkung von 0,5 % Koffein beschrieben ist. In dieser Zelle war die Schaumstruktur nach etwa 3 Stunden wieder verschwunden, obwohl sie

von dem Reagens umspült blieb, auch war die Strömung wieder eingetreten.

Meist scheint mir doch diese Art von Vakuolenbildung mit einer Schädigung des Protoplasten verbunden zu sein. Die Autoren können über die Ursache der Vakuolenbildung nichts Sicheres aussagen, auch Degen's Annahmen sind unbewiesen.

Die Behandlung der Epidermiszellen der Zwiebelschuppen nach Degen's Verfahren mit verdünnter Natronlauge und nachträglichem Waschen mit reinem Wasser gab mir keine Resultate. Durch Ammoniak (1 ccm 25proz. Ammoniak + 100 ccm Wasser) starben die meisten Zellen unter Tropfigwerden der Zytoplasmafäden ab, aber in einzelnen widerstandsfähigen Zellen traten im Plasmabelag zahlreiche runde Vakuolen verschiedenster Größe hervor, und in den Zytoplasmafäden, welche den Zellkern trugen, sah ich die Vakuolen langsam heranwachsen, die Fäden seitlich auftreiben und schließlich platzen. Bald darauf starben die Zellen ab.

Wir sahen schon früher, daß die Vakuolschicht der normalen Zellsaftvakuolen mikroskopisch unsichtbar sei. Auch durch Färbung gut fixierter Mikrotomschnitte läßt sich eine hautförmige Grenzschicht der Zellsaftvakuolen niemals nachweisen. Die Vakuolen und ihre Grenzschichten sehen stets so aus, wie es in Fig. 29, S. 386 dieses Buches dargestellt ist. Unter Umständen ist die Vakuolhaut vielleicht ultramikroskopisch bemerkbar. Wie ich schon in Fig. 141 abbildete, sieht man im Dunkelfeld des Kardioidkondensors um Zytoplasmastränge von Cucurbita-Haarzellen eine 0,12 μ dicke, helle Grenzlinie, welche von der verhältnismäßig dichten Vakuolhaut veranlaßt sein könnte. Doch hier, wie in allen ähnlichen Fällen, kann es sich auch nur um einen hellen Beugungsstreifen handeln. Diesen würde man nicht von dem Bilde einer Membran, die dünner als 0,6 μ ist, unterscheiden können. Dickere, beiderseits scharf abgesetzte Membranen würden zwei helle Beugungsstreifen als Grenzlinien der Membran zeigen.

Da die Vakuolschicht wie das übrige Zytoplasma flüssig ist, so ist es selbstverständlich, daß, wie wir schon S. 424 mitteilten, feste Körper leicht durch die Vakuolwand hindurchtreten können.

Auch auf die S. 432 mitgeteilte Tatsache, daß die Chloroplasten von Cladophora innerhalb der sehr dünnen Schaumlamellen von Cladophora sich zwischen zwei Vakuolschichten bewegen, welche sich verhalten wie zwei molekularphysikalische Oberflächenhäute, mache ich aufmerksam.

Es ist wohl nötig, daß ich zuletzt nochmals (siehe S. 385) mit ein paar Worten auf die Hypothese de Vries's eingehe, daß die Vakuolschicht ein Organ, welches er Tonoplast (1885, S. 469) nennt, sei. Er meint, es seien überall „inaktive Tonoplasten" im Zytoplasma verbreitet, welche sich erst bemerkbar machten, wenn sie sich mit Zellsaft füllten. Keine von de Vries (1885 und Intrazellulare Pangenesis 1889) und Went (1888, 1890) und Botan. Zeitung 1889, S. 197) beigebrachte Tatsache und Überlegung ist irgendwie beweisend für diese Annahme. Pfeffer hat (1890 b, S. 187, 189, 214, 224, 230 und 1886—1888, S. 322) die schwachen Seiten der Hypothese beleuchtet, und ich habe nicht die geringsten

Anhaltspunkte dafür finden können, daß sie den Tatsachen entspricht, vielmehr genügende Erfahrungen gemacht (siehe Kap. VI, 6, S. 384), welche für die Unsichtbarkeit der metabolen Vakuolschicht sprechen.

Wenn wir für die Zellsaftvakuole eine Vakuolschicht annehmen, so müssen wir auch jeder anderen Vakuole eine solche zusprechen. Pfeffer (1890b, S. 250) sagt: „In allen angedeuteten Fällen ist aber die Natur der Grenzfläche von der Qualität des anstoßenden Mediums abhängig, und so läßt sich nicht von vornherein sagen, ob etwa das Protoplasma gegen Öltropfen, Oxalatkristalle oder andere Körper nur ein einfaches Spannungshäutchen bildet oder eine weitergehende Abgrenzung erfährt.“ Wie bei der Zellsaftvakuole sind es physiologische Tatsachen, welche uns zu der Annahme z. B. einer Oxalatvakuolhaut zwingen. Wir sahen ja, daß das Wachstum der Oxalatkristalle höchstwahrscheinlich vom Zytoplasma reguliert wird (S. 365) und daß an wachsenden Kristallen zur Unterstützung des Zytoplasmas ergastische Häute gebildet werden. Sehr häufig sehen wir weiter einen Sekrettropfen im Zytoplasma einer Zelle heranwachsen, und wir können kaum annehmen, daß das Zytoplasma dabei untätig sei, daß es das Sekret nicht in die Sekretvakuole schaffen helfe und dessen weitere Ausbreitung im Zytoplasma vom Sekrettropfen aus hindere. Das ganze Zytoplasma wird bei diesen Prozessen kaum wesentlich beteiligt sein, viel wahrscheinlicher ist es, daß eine metabole Hautschicht die Hauptleistungen durchführt und das Zytoplasma entlastet. Wir müssen dann auch dieser Vakuolhaut die Fähigkeit der Bildung von Kohlehydratlamellen zusprechen, wie sie uns z. B. die Entstehung von Kohlehydratlamellen um Oxalatkristallen demonstriert.

Aber nicht nur im Zytoplasma kommen ergastische Gebilde vor, sondern auch im Zellkern und Trophoplasten. Auch diesen Vakuolen, z. B. der Nukleolusvakuole und der Vakuole der Autoplastensekretvakuole müssen wir Vakuolschichten zusprechen. Sehen kann man auch diese Schichten nicht.

Zuletzt möchte ich darauf hinweisen, daß die Resultate, welche Wakker (1888, S. 444) mit der de Vries'schen Vakuolenmethode erhielt, nichts über die Umhüllung der Oxalatkristalle durch eine Vakuolhaut, auch nichts darüber aussagt, daß die Kristalle von Zellsaft umhüllt sind. Die Kristalle sind bei Wakker's Versuchen nachträglich in die Blasen hineingeraten.

5. Hypothetisches über Hautschicht und Vakuolschicht.

Haut- und Vakuolschicht sind nach Pfeffer's und meiner Ansicht metabole, für bestimmte Leistungen umgestaltete Zytoplasmaschichten (s. IX, 1).

Wie wir wissen, ist das Zytoplasma eine wässerige Dispersion sehr verschiedenartiger Moleküle und Hydrohyletröpfchen sowie von Vitülen. Danach müssen sich die Hautschicht und die Vakuolschicht zuerst wie die äußerst dünne, unsichtbare Oberflächenhaut einer sehr komplizierten wässerigen Lösung verhalten, die kontinuierlich in die zentrale Flüssigkeitsmasse übergeht und in ihrer Zusammensetzung stets von der von ihr umhüllten Flüssig-

keitsmasse verschieden ist. Sie wird zuerst allen Gesetzen gehorchen, welche für eine solche molekularphysikalisch Oberflächenhaut gelten. (Siehe Zanger [1908] und Höber [1914]).

Würden wir die Zusammensetzung des Zytoplasmas genau kennen, so würden wir auch die ungefähre Zusammensetzung der Schichten erschließen können, in denen sich chemische Körper, welche die Oberflächenspannung erniedrigen (z. B. Fett, kolloidgelöster Kohlehydrate und Eiweißkörper) besonders anhäufen würden.

Für die diosmotischen Vorgänge würden dann zuerst die Anziehung zwischen den in den beiden Schichten gelöst vorkommenden und in den diosmierenden Flüssigkeiten enhaltenen Molekülen (Lösungstheorie), dann aber auch die zwischen den Molekülen und Lyosoltröpfchen bestehenden Zwischenräume (Ultrafiltertheorie) maßgebend sein.

Die beiden Schichten wirken aber nicht immer nur wie eine molekularphysikalische Oberflächenhaut, denn sie enthalten nach unserer Hypothese auch Vitüle, welche gleichmäßig in der Substanz der Schichten verteilt sein könnten, aber auch den perihersten Teil der Schichten frei lassen könnten, so daß dieser nur aus ergastischen Organstoffen bestehen könnte. Die gleichmäßig in den Schichten verteilten Mionensysteme regulieren an jeder Stelle der Schichten deren Zusammensetzung in speziesvorteilhafter Weise insoweit, als ihre Struktur an die zu der Hautschicht vordringenden Stoffe angepaßt ist und soweit sie nicht durch diese zerstört werden. Je fremder der Zelle die an die Schichten vordringenden Stoffe sind, je mehr werden sich in diosmotischer Hinsicht die Schichten wie rein molekularphysikalische Oberflächenhäute verhalten, und je giftiger die Stoffe sind, je mehr wird die speziesvorteilhafte Regulierung versagen.

Die Vitüle sind auch zur Erklärung solcher Fälle herbeizuziehen wie einen davon Botazzi (1911, S. 207) anführt, welcher sagt:

„Ganz anders stehen die Dinge im Falle der Absonderung oder Ausscheidung. Es läßt sich eine beliebige, unseren Geist einstweilen befriedigende Hypothese aufstellen, um das Eindringen und sogar die Anhäufung des Harnstoffes und Chlornatriums usw. im Protoplasma der Nierenzellen zu erklären; welcher Art diese Hypothese aber auch sein mag, sie wird nie erklären können, wie dann der Harnstoff, das Chlornatrium usw. diese Zellen verlassen, um auf die ihrem Eintritt entgegengesetzte Seite hinüber zu wandern."

Die Vitüle, welche gleichmäßig in den Schichten verteilt sind, können eben an jeder Stelle des Zytoplasmas regulierend wirken.

6. Spirogyra crassa, Ergänzung zu dem Vorhergehenden.

(Eigene Beobachtung).

a) Der Bau des Protoplasten.

Ich wandte zu den Versuchen Spirogyra crassa an, welche im Oktober gesammelt, 14 Tage am Nordfenster bei etwa 10° kultiviert worden war. Die Breite der Zellen betrug ungefähr 145 μ, die Länge 204—412 μ. Die fünf vorhandenen Chlorophyllbänder waren stark gelappt, 14—18 μ breit, die Stärkeherde waren meist 12 μ breit. Die Mitte der Pyrenoide von zwei benachbarten Bändern senkrecht auf die Bandrichtungen gemessen war 9—33 μ.

Zur Untersuchung wurden von einem Bündel Fäden ungefähr 15 mm lange Stückchen abgeschnitten, mit ein paar Glasfäden in Wasser unter ein Deckglas gebracht und entweder 4 oder (für Reaktionen) 2 Seiten desselben mit Wachs abgeschlossen.

Es wurde zuerst der Wandbelag der Zellen durch Betrachtung der Oberfläche der Zellen mit Immersion $^1/_7$ und $^1/_{12}$ und Compensationsokular 8 und 12 untersucht.

Die Oberfläche der Membran läßt sich durch aufsitzende rundliche mäßig stark lichtbrechende Körnchen leicht erkennen. Stellt man allmählich tiefer ein, so stößt man zuerst auf stark lichtbrechende Tröpfchen (wahrscheinlich Fett), die in ihrer Höhenlage ein wenig differieren und in Molekularbewegung begriffen sind. Sie sind oft über den Chloroplasten, manchmal auch über den Pyrenoiden zu finden.

Tiefer als die höchstliegenden Tröpfchen findet man die Randlappen der Chloroplasten. Sie sind dunkler grün gefärbt als die Mittelpartie des Chloroplastenbandes.

Manchmal sieht man unter der Mittelzone den Rand einer sehr dünnen, dem Chloroplasten von unten aufliegenden Schicht, meist bei etwas tieferer Einstellung den Rand einer etwa 1 μ breiten farblosen Leiste, welche hinter der Mittellinie des Chloroplasten hinläuft.

Diese Leiste ist, wie gesagt, nicht immer vorhanden, schon mit schwächerer Vergrößerung sieht man sie, und kann leicht ihr Vorkommen feststellen. Wo die Leiste fehlt, liegt nur ein breiterer, nicht so hoher, farbloser relativ dichter Strang unter dem Chloroplasten. Die Leiste besteht augenscheinlich aus Zytoplasma, und es schließt sich an sie weiteres Zytoplasma an, welches direkt unter dem Niveau der Chloroplasten Bewegungserscheinungen mannigfaltigster Art zeigt. Auffallend ist zuerst das Auftreten heller, oft breiter Stellen, welche fortgesetzt ihre Umrisse ändern, dann das Auftreten etwas stärker lichtbrechender Stränge an ihren Rändern, das Entstehen feiner verzweigter, fortgesetzt ihre Form ändernder fadenartiger, etwas stärker lichtbrechender Partien und zuletzt zahlreicher Antenströme (meist Allinante) in der schwach lichtbrechenden Masse oder den Fäden, die gewöhnlich von dem Rande eines Chloroplastenbandes zu dem Rande des benachbarten Chloroplastenbandes laufen.

Die Region dieser Bewegungen hat nur eine geringe Tiefe.

Wir führen nun Messungen über die Entfernungen der verschiedenen Regionen von der Oberfläche der Zellmembran, unter Benutzung der Bergerschen Mikrometerbewegung und der Ölimmersion $^1/_{12}$ aus. Ein Teilstrich des Schraubenknopfes unseres Instrumentes zeigt 2 μ scheinbare (1,9 wirkliche) Niveaudifferenzen an. Wir finden dann:

	Wirkliche Entfernung von der Oberfläche der Zellmembran in Teilstrichen des Schraubenknopfes		
Höchstliegende in Molekularbewegung befindliche Öltropfen	2,66	2,85	3,42
Rand des Chloroplasten	4,56	6,65	6,27

Oberer Rand der Zytoplasmaleiste . .	10,26	10,38	9,5
Höchstliegende in Strömung befindliche Ante	3,8	8,55	4,18
Schwer zu bestimmende untere Grenze des in Bewegung begriffenen Zytoplasmas	10,6	12	11,5

Dabei ist zu bemerken, daß die Öltröpfchen sich auch oberhalb der Oberseite der Pyrenoide befanden. Dazu wurde in einigen Fällen auch die Dicke der Membran annähernd an einem optischen Längsschnitt gemessen. Nachdem vorher die Entfernung des obersten Öltröpfchens von der Membran festgestellt war, wurde die Zelle zerdrückt und die Dicke der Membran gemessen.

Dicke der Membran	2,35	1,6	2,35
Entfernung des am höchsten schwimmenden Öltropfens von der Membranoberfläche	2,85	2,85	3,42

Die Höhe der Zytoplasmaleiste wurde zu ungefähr 4 μ bestimmt, die Breite zu ungefähr 1,4 μ.

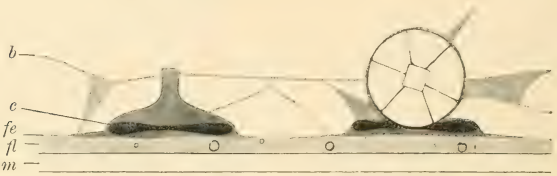


Fig. 217. Schematische Darstellung des Zytoplasmabelages der Zelle von Spirogyra crassa. *m* Membran. *fl* leichtflüssige, *fe* feste, *b* bewegte Zytoplasmaregion des Belages. *c* Chloroplast. Rechts ist der von Chromatophorensubstanz und festem Zytoplasma umhüllte Stärkeherd mit seinem Pyrenoid dargestellt. Oben rechts zieht ein Zytoplasmastrang nach einem Chloroplastenband.

Zuletzt wurden einige Zellen mit 2proz. Osmiumsäure versetzt. Hierdurch färbte sich der Zellsaft sehr dunkel, und man konnte nun im optischen Längsschnitt der Zelle gut erkennen, daß der Zellsaft erst in ungemein geringer Entfernung von der Zellwand aufhörte. Es wurden für die Dicke der ungeschwärzten Region ungefähr 1 μ an einer Stelle, an welcher keine Chloroplasten lagen, gemessen, so daß also der dichte Zytoplasmabelag dort etwa 1 μ dick erschien. Nach diesen Erfahrungen liegt also, wie Fig. 217 darstellt, auf der etwa 2 μ dicken Zellwand ein 2 μ dickes, sehr leichtflüssiges Zytoplasma, in dem die Öltröpfchen von ungefähr 1 μ Durchmesser Molekularbewegung zeigen. Darauf folgt eine Lage dichten, ruhenden Zytoplasmas, welches die Chloroplasten umhüllt. Auf der Vorderseite der Chloroplasten ist sie äußerst dünn, auf deren Rückseite beträgt ihre Dicke zuerst etwa 4 μ, bildet aber noch eine kielartige bis 4 μ hohe, bis 1,5 μ breite, manchmal flachere Erhebung und ragt, mehr oder weniger weit und beweglich wechselnd, in etwas dickerer Lage über die Ränder der Chloroplasten über, dann wird sie sehr dünn und teilweise schon beweglicher.

Zwischen den Zytoplasmaleisten, selbstverständlich in diese übergehend, ziehen ihre Form ewig wechselnde Zytoplasmalamellen und Fäden hin, welche schwach lichtbrechende Ante lebhaft bewegen. Sie zeigen ungefähr Formen, wie sie in Fig. 131 für das Zytoplasma von Momordica dargestellt sind. Es bedeckt dieses sehr bewegliche Lamellennetz- und Fadenwerk die von Chloroplasten freie, äußerst dünne, festere Zytoplasmaschicht vielleicht bis zu einer Höhe von 10 μ. Der Zellsaft erfüllt schon seine Maschen.

Die Stärkeherde liegen im Chloroplasten, von seiner Substanz umhüllt, welche auch in die Spalten zwischen den Stärkekörnern bis zum Pyrenoid vordringt, und ragen tief in die zentrale Zellsaftvakuole hinein. Die Chloroplastensubstanz ist selbstverständlich von einer Zytoplasmaschicht überall überzogen.

b) Die Plasmolyse.

Wendet man zur Plasmolyse unserer Spirogyrazellen eine 9proz. Dextroselösung an, so beginnt bei manchen Fäden schon nach 5 Minuten die Plasmolyse aller Zellen. Dann reißt der Protoplast von der flüssigen, homogenen Schicht des Zytoplasmas und der Schicht, welche die Chromatophoren außen bedeckt, ab. Letztere erscheint jetzt fast homogen oder ganz oder teilweise körnig, ist also wohl geschädigt. Die Gesamtdicke des auf der Zellmembran sitzenden Zytoplasmas beträgt 1—1,5 μ. Die Hauptmasse des Protoplasten zieht sich unregelmäßig zusammen und zwischen ihr und dem die Wand überziehenden Zytoplasma werden Zytoplasmafäden ausgezogen. Meist schon vorher sieht man unter der inhomogenen Lage des auf der Zellwand verbleibenden Zytoplasmas, nicht wesentlich stärker als Wasser das Licht brechende homogene Massen von „Blasenform“ entstehen, manchmal auch mit einer dünnen Haut versehene Blasen, die sich mehr und mehr vorwölben und verbreitern und den Zytoplasmabelag heben oder durchbrechen. Die Chromatophoren der kontrahierten Hauptmasse haben ihre Zacken eingezogen, werden nach und nach röhrenförmig und fallen zusammen. Hier und da entstehen Blasen, die sich abrunden und bald erstarren, wenn nur der Protoplast stirbt. Die Zytoplasmafadenbildung war recht auffällig, doch meist zarter wie es DE VRIES (1885, Fig. 1, Taf. 21) darstellt.

HECHT (1912) hat bei keiner einzigen der von ihm untersuchten Spirogyraspezies nach der Plasmolyse ein Netzwerk von Zytoplasma auf der Zellwand nachweisen können (S. 41), hat aber Zytoplasmafäden beobachtet (S. 31). Er führt diese Tatsache auf die Empfindlichkeit der Spirogyren zurück (S. 31, 34). HECHT (S. 19) beschreibt den Vorgang der Abhebung des Zytoplasmas bei langsamer Plasmolyse von Spirogyra folgendermaßen:

„Als Ausgangspunkt für das Studium der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen dienten, wie bereits erwähnt, verschiedene Spirogyra-Arten. Bei diesen Algen gestaltet sich der plasmolytische Prozeß unter dem Mikroskope auf Grund zahlreicher Beobachtungen folgendermaßen: Läßt man zu dem Materiale, das sich in Wasser unter dem Deckglas befindet, vom Deckglasrande aus eine schwache Traubenzuckerlösung langsam zufließen, so verliert zunächst die scharfe innere

Kontur der Zellwand an Deutlichkeit. Beim Beginne des Zurückweichens des Plasmaleibes sieht man zwischen diesem und der Zellwand Protoplasma sich flächenhaft ausbreiten. Nach kurzer Zeit treten in dieser homogen erscheinenden Verbindungsmasse kleine blasenartige Gebilde auf. Diese Bläschen vergrößern sich mehr und mehr, bis schließlich im weiteren Verlaufe der plasmolytischen Kontraktion das bisherige Bindeglied zwischen Zellwand und zurückweichendem Protoplasma vollständig zerreißt. Während sich dieser Vorgang abspielt, werden — bei hoher Einstellung — in der oberen Flächenansicht der Zelle an verschiedenen Stellen ebenfalls größere und kleinere Blasen teilweise einzeln, teilweise in größerer Anzahl beisammen sichtbar. Fast gleichzeitig hebt sich das Zellinnere — besonders stark an den Rändern — von der Zellwand auf einigen größeren Strecken ab, während es an anderen Stellen mit derselben verbunden bleibt. Die Blasen und Bläschen verschwinden meist mit den weiteren Fortschritten der Plasmolyse."

Hofmeister (1867, S. 14 u. 15) nennt die Blasen „linsenförmige mit wässeriger Flüssigkeit erfüllte Räume."

Der optische Längsschnitt durch die Zelle lehrte uns, daß ein Abreißen der äußeren, auf der Zellwand sitzen bleibenden Zytoplasmapartie von der die Chromatophoren umhüllende Zytoplasmapartie erfolgte und daß dann Blasen anscheinend aus der äußersten, direkt der Membran anliegenden, die Fettröpfchen enthaltenen Partie entstanden, welche die äußere auf der Zellwand verbleibende Partie abhoben und durchbrachen. Daß das Zytoplasma von Spirogyra in völlig gesundem Zustande der Zellwand, äußerst fest adhäriert, erkennt man daraus, daß auf allen Teilen der Zellwand eine Schicht Zytoplasma zurückbleibt, auch wenn man die Zentrifugalkraft so steigert, daß Chloroplasten und Kern zu einem Klumpen zusammengeschleudert werden (E. W. Schmidt, 1914).

Wendet man 10proz. Kaliumnitratlösung als Plasmolytikum an, so sieht man die Membran sich sehr wenig zusammenziehen. Eine Membran von 310 $\mu \times 155$ μ z. B. zog sich ungefähr auf 303,6 $\mu \times 151{,}8$ μ zusammen. Dann sieht man nach einigen Minuten den Kern und Nukleolus quellen, den Kern sich abrunden.

Hierauf werden alle Fäden, an denen Oxalatkristalle sitzen können, schnell immer dünner und zuletzt eingezogen und Kern und Zytoplasmahülle mit Kristallen setzt sich, einen Klumpen bildend, der Wand seitlich an. Meist zieht sich hierauf der Protoplast etwas zusammen, so daß er sich von der Membran abhebt. Dieses geschieht glatt, ohne Fadenbildung. Die Chloroplasten haben sich bisher nicht verändert und haben auch ihre Lage in der Zelle völlig behalten. Jetzt sieht man eine zylinderförmige Blase erscheinen, welche höchstens den halben Querdurchmesser der Zelle hat. Oder es treten 2 oder mehrere Blasen auf. Wir wollen die Zellen, welche nur eine Blase bilden, vorerst allein weiter betrachten. Die Blase besitzt keine sichtbare Wand. Außerhalb der Blase erscheint eine körnige Trübung. Die gekörnte Masse färbt sich mit Jodjodkalium. Die gestreckte Blase einer Zelle rundet sich bald ab und treibt die Chlorophyllbänder oftmals auseinander, welche dann prall auf der Blase sitzen. Da wo sie nicht von der Blase gestützt werden, rücken die Chloroplasten zusammen, und der Durchmesser der Chloroplasten-Spiralen wird kleiner. Nach einigem Liegen in der Salpeterlösung zerfallen die Chloroplasten, oder es bilden sich aus deren Zytoplasmahüllen im Querschnitte kreisförmige Schläuche mit glatter Wandung, in denen die Stärkekörner

der Stärkeherde liegen. Bleiben die Präparate unter Deckglas, mit Wachs abgeschlossen, liegen, so findet man hie und da die Blasen mit 1 μ dicker Wand versehen. Außerhalb der Hüllen liegt geronnene Masse. Häufig haben sich die Blasen wieder ausgedehnt und haben die Chloroplasten der Wand mehr oder weniger angedrückt. Stets färbt sich ihr Inhalt mit Osmiumsäure nicht mehr. Der Vorgang bei der Plasmolyse mit 10proz. Salpeterlösung scheint mir danach bei unserer Spirogyra folgendermassen zu verlaufen. Der auf der wenig gedehnten Zellwand der Zellen auflagernde Zytoplasmabelag ist, ähnlich wie derjenige von Chara, gegliedert. Aber seine äußere Partie ist homogen und leichtflüssig. Auf sie folgt die zähflüssige Partie, welche die Chloroplasten umhüllt, die auf der Vorderseite der Bänder, im allgemeinen sehr dünn und auf deren Rückseite dick ist und eine die Bänder aussteifende Leiste bildet, die in wiederum leichtflüssigeres, ein strömendes Faden- und Lamellennetz bildendes Zytoplasma übergeht.

Von dem die Stärkeherde umhüllenden Zytoplasma aus treten grobe Fäden zähflüssigeren Zytoplasmas nach der Mitte der Zelle und tragen den von Zytoplasma umhüllten Zellkern. Trifft die Salpeterlösung die Hautschicht, so läßt diese sofort größere Mengen von Salpeter durch sich hindurchtreten und zerfällt. Das leichte Eindringen von Salpeter in den Protoplasten wurde schon von Wieler (1887, S. 378), de Vries (1884 und 1885, S. 551), Lepeschkin (1908) und Fitting (1915 und 1917) beobachtet. Zugleich dringt nun Wasser aus der Zellsaftvakuole in die außerhalb derselben liegende Zytoplasmapartie und verflüssigt diese. Nun fließen auch die den Kern tragenden Zytoplasmafäden um den Kern zusammen und nehmen das Oxalat mit, welches an ihnen sitzt. Zusammengeflossene Zytoplasmamasse und der verquellende Kern legen sich dem Wandbelag an und fließen mit ihm zusammen. Nun hebt sich die jedenfalls teilweise neu gebildete und vermutlich veränderte Vakuolhaut von der flüssigen Zytoplasmapartie los, indem sie dem sich unter dem Einfluß der Salpeterlösung verkleinernden Zellsaftant, dem sie adhäriert, folgt. Das nun wässerig flüssige trübe Zytoplasma tritt auch durch das von relativ zähflüssigem Zytoplasma umhüllten Chloroplastenband hindurch zwischen dieses und die Membran. Schrumpft der Protoplast nach der Zellsaftvakuole-Blasenbildung etwas zusammen, so sieht man leicht, daß kein Zytoplasma mehr an der Zellwand sitzt. Daß die unsichtbare Vakuolhaut trotz der Verdünnung des Zytoplasmas während ihres Absterbens noch auf Kosten des verdünnten Zytoplasmas bis zu 1 μ in die Dicke wächst, ist eine interessante Erscheinung. Das auch beschriebene Vorkommen einer nachträglichen Ausdehnung der Blasen durch langsames Eindringen der Salpeterlösung beobachtete auch de Vries bei Spirogyra nitida (1885, S. 548, 551, 555) und erläuterte es. Interessant ist das Verhalten der Chloroplasten. Die Chloroplasten sind anfangs, wenn die Blasen gebildet sind, völlig intakt, dann ziehen sie ihre Zacken ein und quellen noch später oft scheinbar zu Schläuchen auf. Diese Schläuche bestehen aus metabolisiertem Zytoplasma und enthalten die auseinander gefallenen Stärkeherde. Ähnliche Form nehmen die Chloro-

plasten oft beim Zerquetschen der Zellen in Wasser an. Es sind nun noch ein paar Worte über den Fall der Entstehung zweier oder mehrerer Vakuol-Blasen zu sagen. Sind die Zytoplasmafäden der Zellen mehr an den mittleren Windungen der Spiralen angeheftet, so bildet sich beim Einziehen der Zytoplasmafäden um den Kern aus den zusammengeflossenen Fäden des Zytoplasmas eine Zytoplasmabrücke, welche die Zelle durchquert, und es entsteht dann rechts nnd links von der Brücke eine Blase, manchmal auch noch 2—4 kleine, gleich oder verschieden große, in der Brücke. Eine in Salpeterlösung liegende Zelle hatte z. B. die Dimensionen (innen gemessen) 429 $\mu \times 145$ μ und es bildeten sich zwei Blasen vom Durchmesser 184 μ, 118 μ und zwei kleinere Blasen von 52 μ Durchmesser. Der nächste Punkt der Peripherie aller großen Blasen war bei ihrer Entstehung durchschnittlich 16 μ bis 23 μ von der inneren Längsfläche der Zellwand entfernt. Alle Blasen färbten sich mit Osmiumsäure schwarz.

Im Anschluß an meine Mitteilungen möchte ich noch auf die Beschreibung des Verhaltens von Spirogyra bei Druck auf die Zellfäden hinweisen, weche Lepeschkin (1910a, S. 97) und (1910b, S. 390) gibt.

X. Die alloplasmatischen Gebilde.

1. Allgemeines.

Ich habe im Jahre 1896 gesagt, S. 212: „Wir können die morphologischen Bestandteile der einkernigen Pflanzenzelle in vier Kategorien einordnen. Diese sind:

1. Die „protoplasmatischen“ Organe des einkernigen Protoplasten;
2. Die „alloplasmatischen“ Organe, welche durch Umgestaltung eines Teiles eines normalen Organes oder eines ganzen Organes hervorgingen;
3. „Ergastische Gebilde“, welche durch Arbeit des Protoplasmas neu gebildet wurden:
   a) die Einschlüsse des Protoplasten,
   b) die Ausscheidungen des Protoplasten.

Auch die „alloplasmatischen Organe“ können nicht neu entstehen, sie müssen sich stets aus normalen Organen des Protoplasten bilden. Sie entstehen unter Umlagerung der normalen Struktur der Organe und verlieren die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren; sie können ihre Struktur, die nur für bestimmte einseitige Leistungen brauchbar ist, nicht direkt vererben. Dahin gehören z. B. die Zilien der Volvoxarten. Wir sind durch die Eigenschaften dieser Gebilde gezwungen, sie als direkte Abkömmlinge des Protoplasmas zu betrachten, wir können sie nicht zu den Ausscheidungen rechnen und werden wohl das Rechte treffen, wenn wir ihre Bedeutung so auffassen, wie ich es tue. Die Zilie geht aus normalem jugendlichem Zytoplasma in ähnlicher Weise hervor, wie ein Kronenblatt aus einer Laubblattanlage entsteht. Allem Anschein nach gehören auch die Muskelfibrillen und die Nervenfibrillen zu den alloplasmatischen Organen der Protoplasten.“ 1898, S. 18, sagte ich dann: „Der Protoplast, der eventuell auch alloplasmatische Organe (z. B. Zilien) besitzen kann, welche durch Umgestaltung normalen Plasmas entstanden und nur eine bestimmte Leistung ausführen.“ Ferner 1907, S. 20: „Den alloplasmatischen Organen, welche durch Umgestaltung normalen Plasmas entstehen und nur eine bestimmte Leistung ausführen, ähnlich wie die Blattdornen, Kronenblätter usw. aus normalen Laubblattanlagen phylogenetisch und ontogenetisch hervorgehen. Darunter mögen solche sein, die sich durch Teilung vermehren können, und solche, die sich nicht vermehren können. Ich rechne dazu die Muskelfibrillen und Nervenfibrillen der tierischen, die Geißeln der tierischen und pflanzlichen Zellen. In den Zellen der höheren Pflanzen gehören

vielleicht die Tonoplasten (Vakuolenwände), die Hautschicht, die Spindelfasern zu dieser Kategorie von Organen." Wie hier habe ich mich auch 1912, S. 34 ausgesprochen. Zu den letzten Aussagen möchte ich jetzt nur bemerken, daß ich die Hautschicht und die Tonoplasten schon S. 76 besprochen habe und über die Spindelfasern später noch Genaueres auseinandersetzen werde.

Von Kölliker, 1897, hat sich bezüglich der alloplasmatischen Gebilde ganz auf meine Seite gestellt. Marceau (1904, S. 331) hat schon bemerkt, daß wegen der Teilungsfähigkeit der Fibrillen die Auffassung von v. Kölliker und Wagner nicht mehr möglich sei, nachdem Heidenhain (1900, S. 125) die alloplasmatische Natur der Muskelfibrillen als ganz irrig bezeichnet habe. Ferner hat Heidenhain auch 1911, S. 513 die Muskelfibrillen nicht zu den alloplasmatischen Organen gerechnet, da er sie für teilungsfähig hält. Daß diese Annahme wahrscheinlich unrichtig ist, habe ich in Kapitel X, 2 c bewiesen. Daß Muskelfibrillen, Nervenfibrillen und Geißeln aus Zytoplasma hervorgehen, ist eine jetzt fast allgemein angenommene Auffassung. So z. B. hat Engelmann (1875, S. 432) schon solches klar behauptet. Heidenhain sagt 1911, S. 514: „Die Muskelfibrillen sind also nichts anderes als Protoplasma schlechtweg. Nur daß wir hier zum Unterschiede von anderen Plasmen eine nahezu mathematisch genau durchgeführte dimensionale Orientierung der Teile haben, welche mit der Funktion in unmittelbarem Zusammenhange steht." Ich möchte als alloplasmatische Gebilde von allen übrigen Teilen der Zelle scharf zu unterscheidende Eigenschaften folgende anführen:

1. Die alloplasmatischen Gebilde entstehen stets aus Organsubstanz der Protoplasten und sind reizbar.
2. Sie vermehren sich niemals durch Teilung, sondern entstehen stets direkt.
3. Sie dienen nur einer bestimmten Leistung.
4. Sie können sich niemals direkt wieder in normale Organsubstanz zurückverwandeln. Wenn das Zytoplasma die alloplasmatischen Gebilde löst, so geschieht das ebenso, als wenn es ergastische Gebilde löst.

Zu den alloplasmatischen Gebilden sind ohne Zweifel zu rechnen: die typischen Zilien oder Geißeln, wie sie sich z. B. bei Volvox (Arthur Meyer, 1896) und den Eubakterien (Arthur Meyer, 1912) finden, nicht die Pseudopodien, Rhizopodien, ferner die Nervenfibrillen und die Muskelfibrillen. Die typischen Geißeln entstehen stets durch Umwandlung normalen Zytoplasmas und lineäres Herausrücken des umgewandelten Zytoplasmas. Die Nervenfibrillen und Muskelfibrillen bilden sich im Zytoplasma darin gleichsam als lineäre Ausscheidung. Wir werden uns hauptsächlich als Beispiel an die Muskelfibrille halten. Diese haben alle genannten Eigenschaften der alloplasmatischen Gebilde, nur ihre Reizbarkeit scheint noch nicht zwingend bewiesen. Es ist bekannt, daß die quere Reizung der Muskelzelle durch den elektrischen Strom nicht in gleicher Weise kräftig wirkt wie die Längsreizung, was für eine Reizbarkeit der Muskelfibrillen zu sprechen scheint. Sehr merk-

würdig ist auch, daß der glatte und quergestreifte Muskel autonom jeden gegebenen Zustand erhält (Brück [1915, S. 603]; Höber [1919, S. 296]; Frey). Daß die Leistung der Geißeln und Fibrillen immer auf demselben Prinzip beruht, ist mir an sich unwahrscheinlich. Es ist ja nicht nur möglich, daß Geißel, Nervenfibrille und Muskelfibrille nicht nur einen spezifischen und voneinander ganz verschiedenen Bau zeigen, welcher nichts mit dem Bau des normalen Zytoplasma zu tun hat, sondern es ist auch möglich, daß die Mechanik in allen Fällen eine verschiedene ist. So z. B. haben wir ja bei dem normalen Zytoplasma eine geordnete Molekularbewegung als die treibende Kraft angenommen. Es könnte bei der Kontraktion der Muskelfibrillen von einer solchen Molekularbewegung gar nicht mehr die Rede sein, es könnte jedoch die Leistung der Kontraktion an einen geordneten molekularen Aufbau der sich kontrahierenden Substanz gebunden sein. Drücken wir uns theoretisch aus, so können wir uns die alloplasmatischen Gebilde aus normalem Zytoplasma entstanden denken, in dem nicht die ganzen Vitüle in die eiweißreichen Gebilde übergingen, sondern gleichsam nur Seitenketten derselben von den alloplasmatischen Gebilden aufgenommen würden, so z. B. in den Nervenfibrillen bestimmte Mionen in bestimmter Lagerung. Daß wir nicht die ganzen Vitüle als am Aufbau dieser Gebilde beteiligt betrachten, würde ohne weiteres verhindern, daß diese Gebilde wieder in normales Zytoplasma übergehen könnten. Bestimmte Stücke der Vitüle würden auch nur eine bestimmte Leistung zulassen.

2. Die alloplasmatische Muskelfibrille.

(a Untersuchung über die Muskelzellen des Retraktormuskels der großen Tentakel von Helix pomatia. (Eigene Untersuchung.)

Ein großer Fühler der Weinbergschnecke (siehe Meisenheimer 1912, S. 36) wird im ausgestreckten Zustande bis 20 mm lang. Er ist im ausgestreckten Zustande eine oben geschlossene Röhre, an deren Spitze ein Auge liegt und welche vom Hautepithel überzogen ist. Ihre Seitenwand ist unter dem Epithel aus einer Lage von in Bindegewebe eingebetteten Muskelgewebe aufgebaut.

Fassen wir einen 15 mm langen Fühler genauer ins Auge, und untersuchen wir die uns besonders interessierenden Muskelstränge, welche im Innern der Fühlerröhre verlaufen und zum Einstülpen der Fühlerwand dienen.

Etwa 2,3 mm von der Fühlerspitze entfernt bildet der Muskel eine etwa 5 mm lange völlig geschlossene Röhre. An der Spitze des Fühlers ist diese Röhre aber kurz faserförmig aufgespalten und setzt sich so an das Epithel an. Etwas weiter unten hat sich von der Röhre ein kurzer Zellstrang abgespalten, welcher sich an das Auge ansetzt. Weiter nach unten zu ist die Muskelröhre, wie gesagt, in einer Gesamtlänge von ungefähr 4,9 mm geschlossen, nur treten an ihrem Ende seitlich ein Nerv und Blutgefäße in die Röhre ein. Dicht unter der Eintrittsstelle wird die Röhre zu einem kompakten Muskelband, welches ungefähr 5 mm lang ist und sich mit dem Kolumellarmuskel vereinigt.

Die Muskelzellen des Muskels bilden anscheinend manchmal isoliert verlaufende Fäden, die immer nur einen Muskelzellquerschnitt breit sind, doch bilden sie meist viele Querschnitte dicke Bündel, Stränge, in denen die Nachbarzellen eine gemeinsame Zellmembran haben.

Ob der Muskel aus einkernigen Zellen besteht, die gleichsam septierte Zellfäden bilden oder aus vielkernigen Zellen von geringem Querschnitt, in denen die Kerne nur in einer Längsreihe liegen, die also gleichsam unseptierte Zellfäden von der Länge des Muskels bilden, aufgebaut ist, habe ich nicht untersucht. Man könnte meinen, es sei so, wie es Rouget (1863, S. 627) und Benda (1902, S. 216) für andere glatte Muskelzellen angeben, daß Reihen aus einkernigen Zellen vorlägen, und daß die Muskelfibrillen, welche die Länge des Muskels besitzen, die Querwände der übereinander stehenden Zellen durchsetzen. Da ich aber nie Querwände gesehen habe, so könnte es auch so sein, wie es Marceau (nach Heidenhain [1911, S. 525]) für die Schließmuskeln der Austern angibt, daß also mehrkernige Zellen (Polyplasten) vorliegen.

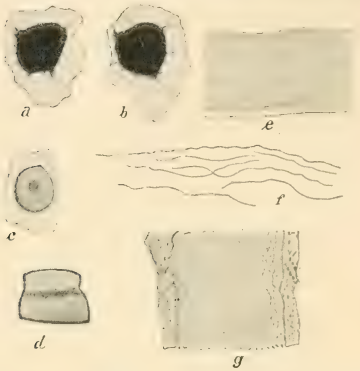


Fig. 218. Ausgestreckter Fühlermuskel von Helix pomatia. Fixiert mit Sublimat. *a*, *b*, *e*, *f*, *g* mit Trioxyhämatein gefärbt; *c*, *d* mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1800.

a Querschnitt durch eine stark gefärbte Muskelzelle mit ungequollenen Säulchen.
b Das in Fig. *a* gezeichnete Säulchen bei 2 μ Höhendifferenz in der Einstellung dargestellt.
c Querschnitt eines ungequollenen Säulchens stark differenziert, eine scheinbare Rindenschicht zeigend.
d Ähnliches aus dem Schnitte herausgefallenes Säulchen, welches an der Schnittfläche dieselbe Rindenschicht zeigt.
e Habitusbild eines gequollenen, stark differenzierten Säulchens.
f Einige Fibrillen aus dem Säulchen, welches in *e* abgebildet ist, genau nach Dicke (0,13 bis 0,14 μ) und Verlauf mit Apochromatimmersion 2 mm, Apert. 1,4 und Kopens. Okul. 8, bei 45 cm vom Prisma gezeichnet.
g Längsschnitt durch ein gequollenes Säulchen aus einem mit Kokain vergifteten Muskel.

Die physiologischen Eigenschaften des Muskels haben wir auch nicht genauer untersucht, nur folgendes mag erwähnt werden. Bei einem kräftigen Schlag auf das Auge beträgt die Zeit, welche von der Reizung bis zum völligen Eingezogensein des Fühlers verläuft, 0,2 Sekunden. Nach schwächerer Berührung war der Fühler nach 1—3 Sekunden eingezogen.

Der ausgestreckte Muskel.

Die zuerst untersuchten ausgestreckten Muskeln wurden auf folgende Weise erhalten. Es wurden lebende Schnecken 16 bis 24 Stunden in luftfreies Wasser gelegt. Individuen, welche danach

ausgestreckte Fühler besaßen, wurden benutzt. Die Fühler dieser Individuen waren stets etwas kontrahiert, so daß in drei Fällen folgendes Verhältnis vorlag:

Fühler lebend, von Spitze bis Basis . .	12 mm	15 mm	17 mm
Fühler der getöteten Schnecke	10 „	12 „	14 „

Das, was wir im Folgenden als ausgestreckte Muskeln bezeichnen, sind in der Tat um ungefähr 20% verkürzte.

Dieses Ausgangsmaterial war, wie sich zeigte, nicht mehr intakt. Die an der Peripherie des Muskels liegenden Zellen waren stets verändert, indem die Säulchen der Zellen gequollen waren, nur weit von der Peripherie des Muskels entfernte Muskelzellen waren normal.

Der Muskel wurde aus dem Fühler herausgenommen und in heiße gesättigte wässerige Sublimatlösung geworfen, in welcher er 2—3 Stunden verblieb. Nach dem Auswaschen mit Wasser wurde er in aufsteigendem Alkohol gehärtet und dabei in 90 proz. Alkohol mit Jodzusatz gewaschen.

Die Schnitte des so fixierten Materials färbten wir zuerst hauptsächlich mit Trioxyhämateïn nach Hansen (Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, Bd. 22, 1905, S. 62). Die Schnitte wurden überfärbt, dann direkt mit Salzsäurealkohol (1 Tropfen HCl auf 50 ccm 30 proz. Alkohol) differenziert und danach in einer Schale mit fließendem Leitungswasser mehrere Stunden gewässert. Beobachtet man intakte Muskelzellen am Innenrand der röhrenförmigen Partie des Muskels, so ist bei starker Überfärbung alles intensiv schwarz gefärbt; bei weiterer Differenzierung verblaßt zuerst das normale in der Peripherie und im Säulchenkanal liegende Zytoplasma, welches bald dunkelgrau erscheint.

Fig. 219. Kontrahierter Fühlermuskel von Helix pomatia. Fixiert mit Sublimat, gefärbt mit Trioxyhämateïn. Vergr. 1800.

h Querschnitt durch eine kontrahierte Zelle mit in der Form ungefähr erhaltenen Kanal.
i Gleicher Querschnitt mit mehreren kanalähnlichen Höhlungen.
k Längsschnitt durch eine gefärbte Muskelzelle aus einem 5 Minuten mit destilliertem Wasser behandelten Muskel.
l Längsschnitt durch eine kontrahierte Muskelzelle mit zerklüfteter Säulchensubstanz.
m Längsschnitt durch eine kontrahierte Muskelzelle, deren Säulchensubstanz den normalen Kanal und eine Zerklüftung zeigt.

Dann entfärbten sich auch die Säulchen mehr und mehr, und es bleibt nur die Membran der Zelle etwas länger gefärbt und einige ergastische Einschlüsse im Säulchenkanal. Zu allerletzt entfärbt sich der Zellkern.

Untersucht man periphere Zellen der Präparate, in denen die Grundsubstanz der Säulchen durch die Einwirkung des Wassers auf die absterbenden Zellen gequollen ist, so sind bei Überfärbung die Säulchen auch homogen schwarz, bald aber treten bei weiterer Differenzierung die Fibrillen klar in der völlig entfärbten gequollenen Grundsubstanz hervor. Dann sind Membran und Kerne noch dunkler als die Fibrillen gefärbt; das Zytoplasma außerhalb und innerhalb des Säulchens ist entfärbt, nur treten im letzteren noch mehr oder weniger dunkel gefärbte ergastische Ante hervor.

Der Bau der ausgestreckten Muskelzelle.

Die intakte ausgestreckte Muskelzelle besitzt im Präparate ungefähr im Mittel einen Durchmesser von 8 μ. Wie man an stark differenzierten Präparaten, in welchen das Zytoplasma entfärbt ist, sehen kann, erscheint die Membran der gestreckten Zelle ungefähr 0,12 μ dick, ist also sicher dünner als 0,2 μ. Nicht selten erscheint sie im Querschnitt, wohl durch Wirkung des Alkohols, kleinwellig gebogen (Fig. 218 a und b).

Die Mitte des Querschnitts der Zelle nimmt der Querschnitt eines Säulchens ein. Die Säulchenquerschnitte sind meist rundlich, doch besitzen sie auch vielfach Ecken. Sie erscheinen teils als massive Scheiben, teils als dickwandige Ringe, was darin seinen Grund hat, daß die Säulchen mit einem Kanal versehen sind, der in der Nähe des im Säulchenkanal liegenden Zellkerns am weitesten ist, während er sich in gewisser Entfernung vom Kerne schließt. Die Messung der Querschnitte von 59 der genau quer geschnittenen Säulchen ergab folgendes:

	Maximum	Minimum	Mittel
Bei Vergrößerung 2500 in mm:			
Zelle	27,0	12	19,46
Säulchen	19,5	8	12,43
Kanal	8,5	0	1,91
Wirkliche Größe in μ:			
Zelle	10,8	4,8	7,78
Säulchen	7,8	3,2	4,97
Kanal	3,4	0	0,76

Alle Beobachtungen, welche wir an den ausgestreckten Muskelzellen des Retraktormuskels gemacht haben, ergeben etwa folgendes Bild des Baues derselben.

Die langgestreckte zylindrische Zelle von ungefähr isodiametrischem Querschnitt besitzt eine sehr dünne Zellmembran von scheinbar 0,12 μ Dicke, wie man leicht durch Vergleichung stark und schwach differenzierter Präparate nachweisen kann. Auf dieser findet sich ein sehr zarter Belag normalen Zytoplasmas von sehr geringer Dicke (scheinbar ungefähr 0,8 μ). Von diesem Zytoplasmabelag strahlen zahlreiche feine Zytoplasmafäden in radiärer Richtung durch eine mit tierischem Zellsaft gefüllte Vakuole nach einem zentralen Muskelsäulchen zu, in dessen Peripherie sie übergehen.

Fig. 218a und 218b zeigen dieses Verhalten an einem Querschnitt. In dem peripheren Zytoplasma sah ich nie ergastische Ante.

Das Muskelsäulchen ist auf der größten Strecke seines Verlaufes röhrenförmig und besteht aus äußerst feinen und zahlreichen, in metabolisiertes Zytoplasma eingelagerten Fibrillen. Der äußere Rand der Säulchenquerschnitte ist meist glatt, doch nicht selten sieht man auch bei mittlerer Differenzierung kleine dunkle Spitzen der Säulchengrundmasse hervortreten und sich in die Fäden aus normalem Zytoplasma fortsetzen.

Der innere Rand des Querschnittes der röhrenförmigen Säulchenpartien ist immer annähernd glatt. Die Säulchen sind in jeder Periode der Entfärbung homogen gefärbt. Es kann bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und Differenzierung mit Eisenalaun an den hellgelblichgrau gefärbten Querschnitten der Säulchen eine schwärzliche Randzone auftreten, welche man auf eine dichtere „Rinde“ der Säulchen zurückführen könnte. Diese dunkle Färbung des Randes ist aber nicht durch eine größere Dichte desselben bedingt, denn herausgefallene querliegende Säulchenstücke zeigten diesen dunklen Rand auch an der vertikal gerichteten Querschnittsfläche (Fig. 218c und 218d).

Normales Zytoplasma findet man ferner im Säulchenkanal, welches an den gefärbten Präparaten allerhand Strukturen zeigt, wie sie flüssiges, ergastische Ante enthaltendes Zytoplasma zeigen muß, und vorzüglich quere oder schräge Lamellen erkennen läßt. Wie schon gesagt, findet man häufig gefärbte, ergastische Ante von bis 0,7 μ Durchmesser in dem Kanalzytoplasma. Sie sind massiv rundlich oder auch hohlkugelförmig, letzteres wohl dann, wenn sie etwas verquollen sind. Welche Massen von ergastischen Anten im Kanal liegen, erkennt man besser, wenn man lebende Säulchen in 10proz. Salpeterlösung beobachtet. Dann treten sie als farblose Körnchen hervor.

Der in dem Säulchenkanal liegende Zellkern scheint in ganz intakten Säulchen die Grundmasse der Säulchen fast direkt zu berühren, aber es ist wahrscheinlich, daß eine dünne Schicht von normalem Zytoplasma ihn auch seitlich im Kanal überzieht. Untersucht man nun weiter Muskelzellen der Peripherie des Muskels, welche durch Wasserwirkung während des Absterbens mehr oder weniger verändert sind, so kann man mittels der Trioxyhämateïnfärbung weiter in den Bau der Zelle eindringen.

Im Querschnitt dieser Zellen erscheint das Säulchen bei stärkerer Differenzierung ganz hellgrau und feinkörnig punktiert. Ist die Quellung des Säulchens sehr weit vorgeschritten, so berührt es die Membran, sonst sendet es feinkörnige, graue Zytoplasmafäden von seiner an der Peripherie in Spitzen ausgezogenen, ebenso feinkörnigen und grauen Masse aus nach der Membran; normales Zytoplasma und gequollene Säulchensubstanz erscheinen jetzt sehr ähnlich, nur sieht man in der Säulchensubstanz manchmal unklar sehr feine dunklere Pünktchen, welche Fibrillenquerschnitte sein könnten. Im Längsschnitt dieser Zellen findet man nun bei mäßig gequollenen Zellen die Muskelfibrillen der Säulchen dann, wenn die gequollene Grundsubstanz entfärbt worden ist, als fast gerade,

bei geringer Quellung der Säulchen parallel gelagerte, auf ihrem Längsverlauf gleichmäßig dicke, fadenförmige Gebilde von scheinbar 0,12 μ, also dünner als 0,2 μ Durchmesser (gemessen mit Compens. Okular 8 und Objekt Apochromatimmersion 2 mm, Ap. 1,4), welche dunkel gefärbt blieben. Ist die Quellung mehr fortgeschritten, so sind die Fibrillen etwas wellig gebogen und etwas durcheinander gewirrt. Wie gesagt, ist die zwischen ihnen befindliche Substanz ungefärbt. Sie läßt sich schwach, aber deutlich färben, wenn man so differenzierte Schnitte mit Säuregrün nachfärbt, welches auch das normale Zytoplasma gut färbt. Es eignen sich zur Färbung der mit Sublimat und Alkohol fixierten, gequollenen Grundmasse Säurefuchsin, Congorot, Janusgrün, Eosin nicht.

Die Fibrillen liegen je nach dem Quellungsgrad der Säulchen mehr oder weniger weit entfernt voneinander. In wenig gequollenen Säulchen sind sie ungefähr 0,2 μ voneinander entfernt, bei Säulchen, welche die ganze Zelle erfüllen, etwas weiter. Die gequollene Grundmasse der Säulchen ist homogen, nur hier und da sieht man in ihr sehr kleine ergastische, dunkelgefärbte Ante liegen, welche besonders stark hervortreten, wenn sich in der gequollenen Grundmasse um sie schwach lichtbrechende Höfe, Vakuolen, gebildet haben. Wie in den ungequollenen Säulchen die Grundsubstanz angeordnet ist und sich gegen Farbstoffe verhält, kann man nicht sehen, da Fibrillen eines Säulchens, welche dichter als 0,2 μ liegen, nach alter Auffassung als dunkelgefärbte Masse erscheinen müssen[1]).

Nach den Resultaten, welche die Färbung der ungequollenen und gequollenen Säulchen mit Trioxyhämatein zeitigte, scheint es jedoch so zu sein, daß die ungequollene Grundsubstanz der Säulchen den Farbstoff fast ebenso festhält wie die Muskelfibrillen, und daß das aus dicht zusammenliegenden Fibrillen bestehende Muskelfibrillenbündel von der flüssigen Grundsubstanz so durchzogen ist, daß jede Einzelfibrille ganz und gleichmäßig von der Grundmasse umhüllt ist. Die gequollene Grundsubstanz aber hält den Farbstoff viel weniger fest als die ungequollene. Bleibt deshalb bei der Quellung der Säulchen zwischen einigen Fibrillen die Grundsubstanz unverquollen, so erscheinen die Gesamtmassen von diesen Fibrillen + Grundmasse in den gefärbten Präparaten als dicke Fibrillen. Die Erscheinung zeigte sich auch, als die Färbung der Präparate mit Coerulein statt mit Trioxyhämatein vorgenommen wurde, die Differenzierung mit Salzsäurealkohol. Die Coeruleinfärbung haftet übrigens an den Fibrillen nicht viel fester als an der gequollenen Grundsubstanz.

Interessant für uns ist es, daß man die Präparate vor der Färbung $^1/_2$ Stunde in 10proz. Salpetersäure einlegen kann, ohne daß die Fibrillen verändert werden. Legt man die mit Salpetersäure behandelten Präparate vor der Färbung mit Trioxyhämatein 3 Stunden in Müller's Gemisch, so erhält man die Fibrillen schön gefärbt.

[1]) Es ist unrichtig, daß man nur Gebilde von 0,2 μ sieht. Ich habe früher sehr oft mit dem Abbeschen Zeichenapparat z. B. Geißeln von Bakterien messen lassen und dieselben dünner als 0,2 μ gefunden.

Zuletzt will ich noch darauf hinweisen, daß sich an den Säulchen der ungefärbten Schnitte mit Sublimat fixieren und mit Alkohol gehärteten Materials, welche in Glyzerin lagen, keine Spur von Doppelbrechung bemerken ließ.

Während die Grundsubstanz in der absterbenden Zelle bei Absterben in Wasser homogen bleibt, und die Fibrillen fast gerade bleiben, wird durch eine Vergiftung des Protoplasten der unkontrahierten Muskelzellen mit Cocain eine stärkere Zerstörung hervorgebracht.

Zur Gewinnung des vergifteten Materials wurden die Schnecken 12 Stunden in luftfreies Wasser gelegt, dann in den Nacken derselben in der Höhe der Fühlermuskeln 3—4 ccm einer 2proz. Cocainlösung eingespritzt. $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden nach der Einspritzung, als die Schnecke nicht mehr reizbar war, wurde der Muskel herausgenommen und in heißer konzentrierter wässeriger Sublimatlösung fixiert. Die Querschnitte waren meist dadurch von den Querschnitten des unvergifteten Muskels verschieden, daß die Säulchenquerschnitte aller Zellen verquollen waren, oft so, daß das Säulchen die Membran direkt berührte. Dann waren die Querschnitte der Säulchen, also der ganzen Zellen, körniger.

In den Längsschnitten durch den Muskel sah man, daß das Zytoplasma des Säulenkanals feinkörnig zerfallen war. Die Fibrillen waren bei stark gequollenen Säulchen flach-feinwellig verbogen und vielleicht durch die Quellung der Grundsubstanz, vielleicht auch durch Eigenbiegung der Fibrillen verwirrt (Fig. 218g). Bei etwas kräftig erhaltener Färbung der Fibrillen und der Grundsubstanz erschien auch die Grundsubstanz bei genauem Nachsehen körnig: sie war nicht mehr so homogen wie in unvergifteten Muskeln, wie Fig. 218g erkennen läßt.

Interessant ist zuletzt das Verhalten der mit Sublimat fixierten und in Alkohol gehärteten Säulchen gegen einige Reagentien.

Benutzt wurden Längsschnitte des ausgestreckten Muskels mit wenig gequollenen Säulchen.

Die auf dem Objektträger befindlichen, 5 μ dicken Mikrotomschnitte wurden in Küvetten mit den Reagentien behandelt. Dann wurde mit destilliertem Wasser gewaschen und mit Trioxyhämateïn gefärbt.

10proz. Sodalösung, 5 Minuten:

Säulchen in fast parallel verlaufende, dunkel gefärbte gröbere Fibrillenbündel aufgelöst.

10proz Sodalösung, 60 Minuten:

Säulchen gequollen. Fibrillen alle einzeln liegend, aber etwas unscharf, anscheinend ganz wenig angegriffen. Ergastische Ante sind im Kanal noch vorhanden.

Pepsin + $^1/_2$proz. Salzsäure, 5 Minuten:

In allen Säulchen, auch in den nicht gequollenen, Fibrillen zu sehen, doch durchaus unscharf, so daß sie angegriffen erscheinen, Membran dunkel gefärbt, scharf hervortretend. Ergastische Ante zahlreich im Säulchenkanal. Kerne erhalten.

Pepsin + $^1/_2$proz. Salzsäure, 60 Minuten:

Nur Membran erhalten, Inhalt der Zelle bis auf einzelne blau gefärbte ergastische Ante völlig gelöst.

Die Muskelzellen der kontrahierten Muskeln.

Der Retraktormuskel des großen Tentakels wurde aus der lebenden Schnecke herauspräpariert, sofort in die heiße Sublimatlösung gebracht und dann weiter behandelt wie es für die ausgestreckten Muskeln angegeben wurde.

Die Länge eines lebenden kontrahierten Muskels vom Auge bis zur Ansatzstelle an den Kolumellarmuskel beträgt ungefähr 7 mm. Die Kontraktion beträgt also im Verhältnis zum voll ausgestreckten Muskel ungefähr 60 %.

Die Muskelzellen waren gegenüber den intakten, ungequollenen Zellen des ausgestreckten Muskels wesentlich verändert. Ein Querschnittpräparat zeigte, wenn eine Stelle desselben irgend klar differenziert war, die Säulchen hellgrau gefärbt und der dunkler gefärbten, glatt gespannten Membran fast anliegend. Wo die Membran noch nicht völlig der Säulchensubstanz anlag, konnte man selten noch ganz kurze Brücken des normalen Zytoplasmas erkennen, welches jedoch ungefähr dieselbe Färbung zeigte wie die Säulchensubstanz (Fig. 219h und 219i). Nicht selten sah man nicht eine einfache Kanalhöhle, sondern 2—4 von verschiedener Größe. Dieses erklärt sich daraus, daß die Wandmasse des Säulchens (Metabolisiertes Zytoplasma + Fibrillen) stellenweise der Länge nach zusammenfließt und den Kanal verengt und teilt (Fig. 219i).

Auch dieses Querschnittpräparat war wie das Präparat, an welchem früher die Durchmesser der Säulchen genau gemessen wurden, aus dem unteren Teile der Mitte des Fühlermuskels hergestellt. Auch von ihm wurden die Querschnitte der Muskelzellen und Säulchen aus der inneren Partie des Muskelquerschnittes genau gemessen. Es wurden 65 Messungen gemacht, welche bei einer Vergrößerung von 2400 ergaben in mm:

	Maximum	Minimum	Mittel
Säulchen	25	5,5	12,51
Kanal	7,5	0	2,61
Wirkliche Größe in μ:			
Säulchen	10,42	2,29	5,2
Kanal	3,12	0	1,09
Zelle	10,92	2,79	5,42

An den Längsschnitten des kontrahierten Muskels erschien die Masse der Säulchen, wenn sie grau differenziert war, homogen: Fibrillen waren nicht zu erkennen. Die Kerne waren dann noch tief blauschwarz gefärbt.

Die Säulchen boten dabei oft einen eigenartigen Anblick. Ein regelmäßiger Kanal war oft nicht zu sehen, er erschien gleichsam in mehrere Kanäle oder Kanalstücke gespalten (Fig. 219l). Dunkler gefärbte, oft gedrehte Längsstreifen wechselnder Dicke ließen sich mehrfach in der Wand des Säulchens verfolgen. Wo der Kanal noch halbwegs normal war (Fig. 219n), war er oft weiter und mit Zytoplasma stärker erfüllt als bei den gestreckten Muskeln. Die Säulchen schienen mir fast mehr gebogen zu sein als bei jenen.

Die Säulchen waren gut fixiert und intakt, deshalb waren auch keine Fibrillen zu erkennen. Es wurde deshalb versucht, die Säulchen vor der Fixierung mit destilliertem Wasser etwas zu quellen, um aus ihr den Farbstoff leichter herausnehmen zu können und die Fibrillen genügend weit voneinander zu entfernen. Längsschnitte aus 45 Minuten lang mit destilliertem Wasser behandelten Muskeln zeigten nach Fixage und Färbung die Fibrillen gut.

Im Präparat sah man teilweise noch wenig gequollene Säulchen von der vorher besprochenen Struktur; teilweise waren aber die Säulchen ganz gequollen, und die Fibrillen erschienen kurzwellig gebogen (Fig. 219).

Es wurden nun ferner mit 5—7 μ dicken Mikrotomschnitten (Querschnitten) von mit Sublimat fixiertem Materiale des kontrahierten Muskels mikrochemische Eiweißreaktionen mit der Fragestellung angestellt, ob durch die Reagentien die Fibrillen etwas anders gefärbt würden als die Grundmasse. Wie bei der Zartheit der Fibrillen zu erwarten, wurden die Querschnitte der Säulchen ganz homogen gefärbt und, entsprechend der Dünne der Schnitte, auch nur schwach durch die Reagentien tingiert.

Es wurden folgende Reaktionen (siehe Analyse der Zelle Bd. 1, S. 63) mit den Säulchen angestellt.

Biuretreaktion 2: Einwirkung des Kupfersulfat 24 Stunden. In Ätzkalilösung homogene schwache Violettfärbung.

Xanthoproteinreaktion: 16 proz. Salpetersäure: Sehr schwache Gelbfärbung, die bei Zusatz von Ammoniak etwas stärker wurde. Normales Zytoplasma und ergastische Gebilde anscheinend etwas schwächer gelb als die Säulchensubstanz. Fibrillen nicht zu erkennen.

Millon's Reaktion: Nach einer Stunde schwache, aber deutliche Rotfärbung. Manchmal etwas stärker lichtbrechende Körnchen sichtbar, die vielleicht Fibrillenquerschnitte sind.

Pikrinsäure: Intensive homogene Gelbfärbung.

Ferner wurde ein Längschnitt durch einen mit Sublimat fixierten unkontrahierten Muskel, der bei der Trioxyhaemateïnfärbung Fibrillen gezeigt hatte, mit Millon's Reagens behandelt. Fibrillen traten nicht hervor.

Eine etwas eingehendere Prüfung des Verhaltens unfixierter Säulchen gegen Reagentien wurde in folgender Weise ausgeführt. Von dem aus dem lebenden Tiere herausgenommenen kontrahierten Retraktormuskel wurden mit einem Rasiermesser Querschnitte hergestellt und auf dem Objektträger zerzupft. Dabei fielen Stückchen der Säulchen aus dem Schnitt heraus, welche wohl als abgestorben zu betrachten sind. Die Säulchenstückchen wurden dann sofort oder nach Zusatz von physiologischer Kochsalzlösung unter Deckglas untersucht. Bei Betrachtung der in physiologischer Kochsalzlösung liegenden Säulchenstücke erschien deren Substanz homogen und stark lichtbrechend. Im Kanal lagen deutlich hervortretende verschieden große Ante. Drückte man auf das Deckglas, so daß ein Säulchen gequetscht wurde, so sah man zuerst am Rande desselben Querrisse entstehen. Bei stärkerem Druck wurde das Säulchen deformiert; beim Nachlassen des Druckes zog es sich unregelmäßig zusammen.

Destilliertes Wasser: Zu den Säulenstücken des trocken, d. h. ohne Zusatz von physiologischer Kochsalzlösung zerzupften und unter Deckglas gebrachten Schnittes, wurde seitlich destilliertes Wasser zugesetzt. Das Säulchen quoll zur doppelten Breite und streckte sich um 25 % seiner Länge. Nach 15 Minuten war es nicht gelöst.

12 proz. Dextroselösung: Das ebenso behandelte Säulchen quoll bei Zusatz des Reagens äußerst wenig und war nach 15 Minuten nicht gelöst.

Bei den weiteren Reaktionen wurde ein Muskel schnell herauspräpariert, sofort geschnitten, und die Säulchen sofort in physiologischer Kochsalzlösung isoliert und dann ihr Verhalten gegen Reagentien untersucht.

10 proz. Salpeterlösung: Die Säulchen verquollen innerhalb 5 Minuten bis zum 1,5 fachen ihres Volumens, verblaßten dann weiter in 1 Minute allmählich bis zur Unsichtbarkeit. Ließ man die Schnitte in Kochsalzlösung 24 Stunden liegen, ehe man die Reaktion mit der Salpeterlösung machte, so quollen sie ebenfalls und wurden langsam gelöst. Die im Kanal liegenden ergastischen Ante blieben mindestens in größerer Zahl ungelöst.

10 proz. Salpetersäure: Die Säulchenstücke lösten sich schnell, ohne vorher zu quellen.

Wurden Längsschnitte von dem lebenden Muskel mittels des Rasiermessers hergestellt und in 10 proz. Salpetersäure gebracht, so wurden die Muskelzellen transparenter, behielten aber ihre starke Lichtbrechung.

10 proz. Sodalösung: Das Säulchen quillt sofort ziemlich stark und ist nach 5 Minuten gelöst.

Pepsinlösung ohne Säurezusatz: Das Säulchen quillt wenig und ist nach 72 Stunden bei 22° C wohl schwächer lichtbrechend, aber noch vollständig erhalten.

Pepsinlösung + $^1/_2$ % Salzsäure: Säulchen quillt zuerst wenig, wird dann schnell gelöst.

Trypsinlösung ohne Soda: Säulchen quillt schwach und ist nach 14 Minuten gelöst. Die ergastischen Ante im Kanal bleiben mindestens in größerer Zahl ungelöst.

Trypsin + $^1/_2$ % Soda: Säulchen quillt langsam bis zum doppelten Volumen, dann löst es sich allmählich innerhalb 2—3 Minuten. Ergastische Ante mindestens in größerer Zahl ungelöst.

Papayotinlösung: Das Säulchen quillt ganz wenig und ist nach 24 Stunden nicht gelöst. Es scheint längsstreifig zu sein.

Chloraljod: Säulchen wird plötzlich gelöst.

Jodjodkalium: Säulchen gelb bis braun werdend, hie und da unklare Längsstreifung zeigend.

30—50 proz. Alkohol: Die Querrisse im Säulchenrand werden stärker, und es tritt eine unklare, undeutliche Längsstreifung der Säulchenstücke auf.

Verhalten des kontrahierten Muskels zu destilliertem Wasser.

Ein kontrahierter Muskel von 7,5 mm Länge streckt sich bei Ausstreckung des Fühlers durch das lebende Tier ungefähr bis zur Länge von 18—20 mm.

Legt man einen aus dem lebenden Tier herausgenommenen Muskel in destilliertes Wasser, so streckt er sich langsam bis etwa zur Länge von 35 mm. Es wurde zuerst die Zeit festgestellt, welche zur Streckung auf gewisse Längen nötig war. Der sich streckende Muskel wurde dann auch nach gewissen Zeiten durch Reizung mittels des Induktionsstromes auf seine Kontraktionsfähigkeit untersucht und nach gewissen Zeiten in Sublimat fixiert, mit Trioxyhaematein gefärbt und auf seine Beschaffenheit mikroskopisch untersucht.

Es fand sich, daß in einem Falle folgende Verlängerungen eingetreten waren:

Ursprüngliche Länge		7,5	mm
In destilliertem Wasser	1½ Min.	8	„
	2½ „	10	„
	10 „	12	„
	30 „	14	„
	40 „	17	„
	70 „	20	„
	100 „	30	„
	120 „	32	„
	150 „	35	„
	240 „	39	„
	330 „	42	„
	360 „	43	„ (maxim.)

Der Muskel wurde auf Reizbarkeit untersucht bei folgenden Längen:

10	mm +	17	+
11	„ +	18	+
12,5	„ +	19	+
14	„ +	20	+
15	„ +	21	+
16	„ +	22	+
		23	—

Die mikroskopische Untersuchung ergab folgendes:

In einem Muskel, welcher 1,5 Minuten in destilliertem Wasser gelegen hatte, waren die Säulchen sehr verschieden stark gequollen. In dem am stärksten gequollenen Säulchen waren die Fibrillen klar zu sehen und hatten eine scheinbare Dicke von 0,13 μ. Die Fibrillen waren nur flachwellig gebogen. In Muskeln, die 2,5 Minuten mit destilliertem Wasser behandelt wurden, waren die Säulchen ebenfalls sehr verschieden stark gequollen und die Fibrillen in den am stärksten gequollenen Säulchen kurzwellig gebogen und erschienen wie untereinander gewirrt.

Nach 10 Minuten langer Einwirkung des destillierten Wassers war die Quellung der Säulchen etwas allgemeiner geworden, doch war die Quellung der verschiedenen Säulchen immer noch sehr verschieden. In den am stärksten gequollenen Säulchen erschienen die Fibrillen wie etwas gequollen und ineinandergeflossen. Runde ergastische Ante im Kanal traten reichlich hervor. Nach 15 Minuten langer Einwirkung waren die Verhältnisse gegen 10 Minuten lang behandelte Muskeln kaum unterschieden. Dagegen war das Bild nach einer Wasserwirkung von 25 Minuten sehr verändert. Fibrillen ließen sich kaum mehr erkennen. Die Säulchen, deren Kanal erhalten war, erschienen langgezerrt.

Resultate.

Aus unserer Untersuchung läßt sich vorzüglich folgendes über den Bau der Muskelzelle des Retraktormuskel von Helix ableiten.

Die Muskelfibrillen sind im fixierten und gefärbten Zustande dünner als 0,2 μ.

Sie halten im fixierten und gefärbten Zustande Coerulein und den Trioxyhämateïnfarbstoff fester als die etwas gequollene Grundmasse der Säulchen und als normales Zytoplasma.

Sie färben sich durch die wichtigsten Eiweißreagentien.

Sie werden in 30 Minuten durch 10 proz. Salpetersäure nicht verändert. 10 proz. Sodalösung löst sie in 60 Minuten nicht, greift sie nur wenig an; dagegen werden sie durch angesäuerte Pepsinlösung in 60 Minuten völlig gelöst. Im unfixierten (lebendfrischen) Zustande werden sie beim Einlegen der Muskelzellen in destilliertes Wasser nach 3 Minuten kaum verändert, aber schon nach 10 Minuten entschieden verquollen. In neutraler Pepsinlösung, ebenso in Papayotinlösung scheinen sie unlöslich zu sein, da sich die Säulchen in beiden Flüssigkeiten nicht lösen. Zwischen gekreuzten Nikols zeigten uns mit Sublimat fixierte, mit Alkohol gehärtete Fibrillen keine Doppelbrechung. Es scheint, als seien die Fibrillen in schon weit durch destilliertes Wasser degenerierten Zellen, in denen wohl das metabolisierte Zytoplasma so verquollen ist, daß es Erregungen nicht leiten kann, direkt durch Elektrizität reizbar.

Ein Bündel dicht gelagerter Fibrillen, welche von einer Grundmasse verkittet und ganz umflossen sind, ist das in der Achse der Muskelzelle liegende Säulchen. Die Grundmasse des lebenden Säulchens quillt schon auf, wenn die Zellen eine Minute in destilliertes Wasser gelegt werden, dabei bleibt sie homogen. Es werden dann in ihr wenige, sehr kleine ergastische Ante sichtbar. Stirbt die Zelle durch Cocain ab, so wird die Grundmasse wie das normale Zytoplasma körnig.

Die Grundmasse unfixierter Säulchen quillt und löst sich in 10 proz. Sodalösung, Trypsinlösung ohne Soda, Chloraljod, löst sich, ohne zu quellen, in 10 proz. Salpetersäure. Sie löst sich nicht in Pepsinlösung ohne Säurezusatz, auch nicht in 30 proz. Alkhol. Durch Sublimatlösung wird sie fixiert. Ist sie durch Wasser gequollen, dann fixiert und mit Alkohol gehärtet und noch mit der Trioxyhämateïn-Methode behandelt, so läßt sie sich, wenn sie mit Säurealkohol entfärbt wurde, noch mit Säuregrün färben. In der lebenden Zelle scheint sie flüssig zu sein, denn sie würde sich sonst nicht bei der Kontraktion der Fibrillen schnell zusammenziehen können. In den toten unfixierten Säulchen ist sie gallertartig. Ist sie mit Sublimatlösung fixiert und mit Alkohol gehärtet, so löst sie sich noch in 60 Minuten in Pepsin + Salzsäure auf und quillt auch noch in 10 proz. Sodalösung. Sie gibt die wichtigsten mikrochemischen Eiweißreaktionen.

Nach den genannten Reaktionen könnte die Grundsubstanz ein an ergastischem Organeiweiß reiches Zytoplasma sein. Ergastisches Eiweiß kann sie nicht sein, denn sie leitet die vom Nerven ausgehende Erregung nach der Muskelfibrille. Danach meine ich,

daß man sie als metabolisiertes Zytoplasma anzusprechen hat. Das Säulchen besteht also aus einem Fibrillenbündel, dessen einzelne Fibrillen rings in metabolisiertes Zytoplasma eingebettet sind. Dieses metabolisierte Zytoplasma geht selbstverständlich in das normale Zytoplasma, welches im Säulchenkanal liegt, und in das periphere normale Zytoplasma kontinuierlich über.

In der Muskelzelle des ausgestreckten Muskels liegt auf der weniger als 0,2 μ dicken Membran ein äußerst dünner Zytoplasmabelag, von welchem zahlreiche dünne Zytoplasmafädchen nach dem Säulchen zu ausstrahlen, die in das metabolisierte Zytoplasma desselben direkt übergehen. In dem peripheren Zytoplasma finden sich keine ergastischen Ante. Vermutlich ist die das Säulchen umgebende hohlzylindrische, von den Zytoplasmafäden durchsetzte Vakuole mit tierischem Zellsaft angefüllt. Normales Zytoplasma, das aber reichlich ergastische Ante führt und in welchem auch der Zellkern liegt, erfüllt auch den Kanal des Säulchens.

Bei dem ausgestreckten Muskel ist das Säulchen der Zellen im Verhältnis zum Durchmesser der Zelle von geringem Durchmesser. Im Mittel verhält sich Zelldurchmesser zu Säulchendurchmesser wie 100 : 75. Der Kanaldurchmesser ist im Verhältnis zum Säulchendurchmesser klein. Im Mittel verhält sich der Säulchendurchmesser zum Kanaldurchmesser wie 100 : 16.

Kontrahiert sich der Muskel, so verändern sich die Verhältnisse folgendermaßen:

Zelldurchmesser zu Säulchendurchmesser — 100:95

Säulchendurchmesser zu Kanaldurchmesser — 100:20,8

Es wird also im Verhältnis zum Zelldurchmesser das Säulchen dicker, der Kanal weiter.

Die Säulchenmasse wird also selbstverständlich im ganzen in der Achse kürzer und scheint sich dabei innerlich gleichmäßig in die Quere auszudehnen wie ein erwärmter hohler Metallzylinder, dadurch an Durchmesser des Kanals und des ganzen Säulchen zunehmend; ob dabei die einzelne Fibrille einen größeren Durchmesser annimmt oder ob die Fibrillen unter Verdichtung ihrer Substanz nur kürzer werden und nur das metabolisierte Zytoplasma Verbreitung des Säulchenwandquerschnittes bewirkt, können wir hier nicht entscheiden. Eine Fibrille von 0,12 μ Dicke und 11,5 mm Länge würde, wenn sie sich auf 7,5 mm verkürzte, ohne die Dichte ihrer Substanz zu ändern, 0,15 μ dick werden. Diese Dickenänderung würden wir mit unserem Mikroskop nicht wahrnehmen können.

Wenn sich das Säulchen kontrahiert, hält anscheinend seine ganze Masse den Trioxyhämateïnfarbstoff relativ weniger fest als im unkontrahierten Zustande der Muskelzelle. Dabei halten die Fibrillen den Farbstoff nicht fester, als es das metabolisierte Zytoplasma tut. Behandelt man die Zelle aber mit destilliertem Wasser, so gibt das veränderte metabolisierte Plasma dann bei der Differenzierung den Farbstoff leichter ab als die Fibrille.

Das Volumen der Zelle wird vermutlich bei der Kontraktion annähernd gleich bleiben, wie man daraus schließen kann, daß z. B. der Froschmuskel sein Volumen bei der Kontraktion nicht ändert, es würde sonst auch im Protoplasma eine zu große Störung

eintreten müssen. Es spricht auch von unseren Beobachtungen nichts gegen diese Auffassung. Die Membran der Zelle scheint sich bei der Kontraktion zuerst quer zu runzeln, die Runzeln werden aber wohl bei der vollen Kontraktion wieder geglättet. Ebenso wird wohl bei der Streckung zuerst Längsrunzelung auftreten. Solche Runzelungen haben wir in den Präparaten gesehen. Der von Plasmafäden durchsetzte Zellsaft in der Vakuole der Peripherie der Zelle wird sich vermutlich einfach deformieren, die Zellsaftvakuolen in dem Säulchenkanal sich mehr quer ausstrecken. Das normale periphere Zytoplasma fließt bei der Kontraktion zusammen oder bildet an manchen Stellen viel dickere und kürzere Fäden. Das normale periphere Zytoplasma des Kanals fließt ebenfalls mehr zusammen, und seine ergastischen Ante rücken dichter aneinander. Es scheint auch so, als wäre der Unterschied zwischen dem metabolen und metabolisierten Zytoplasma an der Grenze des Säulchens verwischt.

b) Allgemeines über die glatte Muskelzelle mit besonderer Berücksichtigung der Literatur.

Nachdem wir uns an der glatten Muskelzelle von Helix über einige wichtige Fragen genau orientiert haben, können wir nun dazu übergehen, aus den Angaben in der Literatur ein Bild der glatten Muskelzelle der Metazoen (glatte Muskelfaser, glattes Primitivbündel) abzuleiten. Über das Vorkommen der glatten Muskelzellen findet man Auskunft bei Fol (1896) und bei Maurer (1915, S. 144 u. f.).

Der charakteristische Bestandteil der normalen glatten Muskelzellen sind die glatten Muskelfibrillen. Sie sind von einer Anzahl von Autoren mehr oder weniger klar gesehen und erkannt worden. So z. B. von Rouget (1863); Engelmann (1881); Kölliker (1882, S. 66); F. Schultz (1895, S. 521); v. Lenhossék (1899, S. 337, Fig. 1, Coeruleinfärbung); Benda (1902); Verzar (1908); Heidenhain (1907, siehe unsere Fig. 221); Niemiec (unsere Fig. 226); Heidenhain (1911), unsere Fig. 220, 221.

Es ist von Heidenhain (1900 und 1911, S. 600) behauptet worden, es gäbe in den glatten Muskelzellen der Wirbeltiere in einer Zelle dicke und dünne Fibrillen nebeneinander, „Grenzfibrillen“ und „Binnenfibrillen“. Diese Angabe ist unrichtig. Ich habe schon Seite 565 die Erklärung für eine Art von „Grenzfibrillen“ gegeben. Aus seiner Abbildung, Fig. 337, geht dann hervor, daß er, wie später Benda (1902) und Verzar (1908) „verklebte“ Fibrillen für dickere Einzelfibrillen gehalten hat (weitere Literatur bei Heidenhain (1911, S. 602). Diese Fibrillen scheinen mir nur in den normalen Muskelzellen der Metazoen stets durch metabolisiertes Zytoplasma zu Bündeln verbunden zu sein, niemals frei in normalem Zytoplasma zu liegen, also stets durch metabolisiertes Zytoplasma zu „Säulchen“ vereinigt zu sein. Daß dieses nicht erkannt wurde, hängt wohl damit zusammen, daß die Fibrillen erst nach Quellung des metabolisierten Zytoplasmas gesehen werden können.

Engelmann z. B. sagt (1881, S. 548) von den Muskelzellen des Froschmagens: „Von einer Gruppierung der Fibrillen innerhalb der Zellen zu ‚Muskelsäulchen' habe ich nie etwas gesehen."

Ich habe die Muskelzellen des Froschmagens angesehen. Um möglichst gestreckte Muskeln zu erhalten, wurde ein Stück des Fundusteils des Magens aus dem lebenden Tier herausgeschnitten, der Länge nach geöffnet,

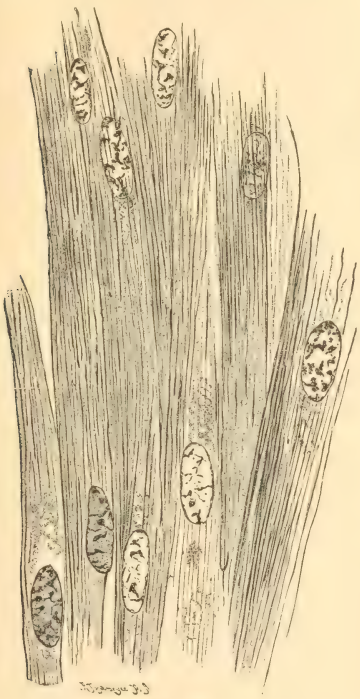


Fig. 220.

Fig. 221.

Fig. 220. Glatte Muskelzellen vom Uterus des Kaninchens, Sublimat, Eisenhämatoxylin. Nach Heidenhain 1911, S. 601, Fig. 337. Zeichnung von Mai 1898.

Fig. 221. Fibrillärstruktur der glatten Muskelzellen in der Wand der Kloake von Triton alpestris. Sublimat, Biondische Lösung. Vergr. 2300. Nach Heidenhain 1907, S. 485, Fig. 274.

auf Kork gedehnt aufgespannt und mit heißer konzentriert wässriger Sublimatlösung konserviert. Von diesem Material wurden dann Mikrotomschnitte von 5 μ hergestellt, die die glatten Muskelzellen im Querschnitt zeigten. Es fand sich nach der Färbung mit Trioxy-

hämateïn, daß sich der Bau der Muskelzelle fast nicht von dem oben beschriebenen Helixmuskel unterschied. Wie aus Fig. 222 zu ersehen, ist jede Muskelzelle von einer Membran umgeben; da die Zellen sehr dicht beieinander liegen und Muskelzellenbündel bilden, ist benachbarten Zellen die Membran gemeinsam. Sie mißt bei stark gefärbten Präparaten 0,22 μ (also — Membran + beiderseitigem Zytoplasma), bei viel differenzierten 0,1 μ. Sie ist von einem dünnen Zytoplasma-Belag bedeckt, von dem aus feine Zytoplasmafäden zu dem meist zentral gelegenen Säulchen hinziehen. Dieses Säulchen tritt sehr scharf hervor, und an Längsschnitten erkennt man ohne weiteres, bei Trioxyhämateïnfärbung, daß die Fibrillen, welche zu 0,12 μ Dicke gemessen wurden, in metabolisiertes Zytoplasma eingebettet sind. Die Säulchen erscheinen im Querschnitt als unregelmäßig gestaltete, vielfach runde, oft aber auch durch die dichte Lagerung der Zellen als polygonal abgeflachte Scheiben, die einen Kanal enthalten, oft nicht genau zentral, vielfach seitlich verschoben, der den Kern enthält. Am Kern selbst ist vom Kanal nichts zu erkennen, dieser liegt vielmehr scheinbar der Masse des Säulchens dicht an, doch scheint ein zarter lichterer Hof, der manchmal an einer Seite des Kerns auftritt, dafür zu sprechen, daß normales Zytoplasma auch zwischen Kern und Säulchen, wenn auch sehr fein, vorhanden ist. Im Kanal liegt (siehe Fig. 222) normales Zytoplasma, das feinfädigen Bau zeigt. Über die Größenverhältnisse der Muskelzellen des Froschmagens gibt folgende Tabelle Aufschluß:

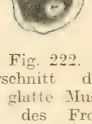


Fig. 222. Querschnitt durch eine glatte Muskelzelle des Froschmagens, gespannt. Sublimat. Trioxyhämateïn, Vergr. 1600.

	Maximum	Minimum	Durchschnitt v. 30 Messungen
Durchmesser in mm bei Vergr. 1600			
Ganze Zelle . . .	15,5	6,0	9,5
Säulchen	13,0	4,0	7,0
Kanal	2,5	0	0,5
Wirkliche Größe in μ			
Ganze Zelle . . .	9,7	3,8	5,9
Säulchen	8,1	2,5	4,4
Kanal	1,6	0	0,3

Die Fibrillen sind sehr fein, ihr Querdurchmesser betrug bei Helix weniger als 0,2 μ.

Das metabolisierte Zytoplasma ist niemals weder bei den glatten noch bei den quergestreiften Muskeln richtig verstanden worden. Das Vorhandensein einer die Fibrillen verkittenden Substanz ist sogar mehrfach geleugnet worden. Apathy's (1891—1893, S. 355) Interfibrillärsubstanz der glatten Muskelzellen ist normales Zytoplasma, denn seine „Primärfibrillen" sind Säulchen. Kölliker's (1882, S. 67) „Zwischensubstanz" der Muskelzellen des Samenleiter des Menschen ist z. B. verquollenes Zytoplasma im allgemeinen.

Man könnte meinen, daß F. Schulz (1895) die metabolisierte Zytoplasmamasse der glatten Muskelsäulchen richtig beachtet hätte.

indem er (S. 523) sagt: „Eingebettet sind die Fibrillen in eine weiche Zwischensubstanz, welche offenbar ein nahezu gleiches Lichtbrechungsvermögen besitzt wie die Fibrillen selbst.“ Schulz hat jedoch, obgleich er einmal (S. 525) „Protoplasma und Zwischensubstanz“ unterscheidet, nur das als Zwischensubstanz bezeichnet, was nach 24stündiger Behandlung der Muskelzelle mit 10proz. Salpetersäure außer den Fibrillen in der Zelle liegt. Er sagt auch ausdrücklich: „Sie (die Zwischensubstanz) ist gleichmäßig durch die ganze Zelle verteilt —.“ Mit Bezug auf diese Angabe von Schulz sagt Heidenhain (1890, S. 193): „Allein es ist das Protoplasma selbst, welches fibrillär differenziert ist, und daher brauchen wir zwischen den Fibrillen nicht nochmals ein besonderes Protoplasma.“ Für die quergestreiften Muskelsäulchen sagt Engelmann (1873, S. 62): „Eine flüssige isotrope Zwischensubstanz zwischen den Scheibenelementen, das Querbindemittel der Autoren, existiert in der normalen quergestreiften Substanz gar nicht, wenigstens nicht in einer für unsere Hilfsmittel nachweisbarer Menge. Sie wird erst bei der Gerinnung der Scheibenelemente aus diesen ausgeschieden“. Später (1911, S. 603) sagt er: „Ein Etwas muß ja wohl auch in den Interstitien zwischen sehr dicht stehenden Fibrillen vorhanden sein, und wahrscheinlich ist dies keine Flüssigkeit, sondern eine organisierte Materie, es ist aber nicht möglich, sich näher hierüber auszudrücken.“

Für die quergestreiften Muskeln der Libelle hat Marcus (1914, S. 426) klar „Grundsubstanz“ unterschieden von den Fibrillen. Wir haben die Eigenschaften des metabolisierten Zytoplasmas der glatten Muskelzellen bei Helix etwas genauer kennen gelernt.

Marcus sagt (S. 426) über die „Grundsubstanz“ der quergestreiften Libellen-Muskelsäulchen: „Sie ist völlig strukturlos und unterscheidet sich schon dadurch vom körnigen Protoplasma, der zwischen den Muskelsäulchen befindlichen ‚Zwischensubstanz‘ oder den ‚Zwischenleisten‘. Auch am ungefärbten Präparat erkennt man sie durch diese Homogenität, sowie durch das stärkere Lichtbrechungsvermögen. Eine Doppelbrechung wie bei Hirudineen konnte ich auf dem Querschnitt nicht beobachten. Die Grundsubstanz zeigt eine starke Affinität zu den Anilinfarben. Dagegen färbt sie sich bei der Eisenhämatoxylinfärbung je nach der Funktion der Muskelfaser verschieden, worauf Holmgren (1910) schon ausführlich eingegangen ist.“

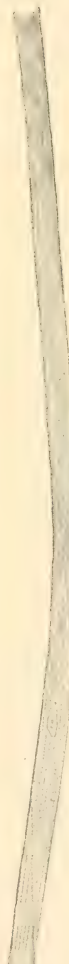


Fig. 223. Stück einer Zellreihe aus dem Muskel des Katzendarmes. Nach Rouget (1863).

Es wäre dann noch ein Wort über die „Grenzschicht“ der Muskelsäulchen zu sagen, deren Existenz von Marcus (1914, S. 427) für die Säulchen der quergestreiften Libellenmuskelzellen behauptet wird, indem er sich auch auf Holm-

GREN (1907, S. 613) und THULIN (1919) beruft. Schon HOLMGREN (1910, S. 259, Fig. 7, Taf. 8) betrachtete sie als ein Artefakt.

Ich habe bei den Säulchen von Helix gezeigt, daß sie dieses sicher ist.

Bei Beobachtung dünner kontraktiler fadenförmiger Gebilde, vorzüglich solcher, die in unfixiertem Zustande über 0,2 und unter 0,5 μ dick sind, welche zu mehreren in einer Zelle liegen, könnte man zweifelhaft sein, ob sie Einzelfibrillen oder Säulchen sind, dann müßte genau nachgesehen werden, wie es sich verhält. Die Frage läßt sich höchst wahrscheinlich unter allen Umständen durch Anwendung passender Quellungsmittel und Färbemittel klar entscheiden.

Die glatten Fibrillen eines Muskels sind anscheinend in der Regel so lang wie eine Zelle oder eine Zellreihe, welche die durch

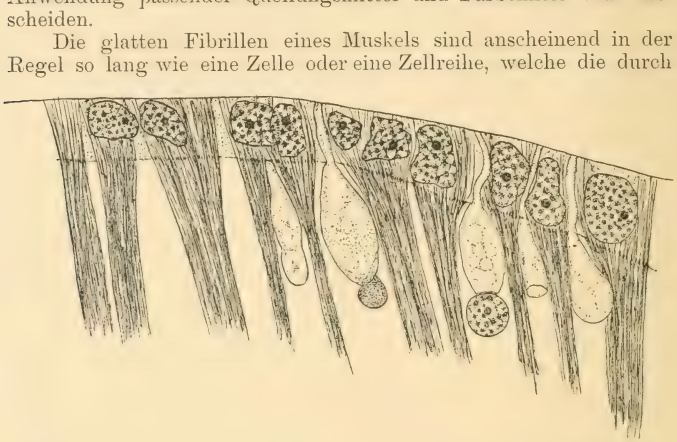


Fig. 224. Teil des Adductor anterior am Schalenansatz einer Cyclas cornea (Embryo). Vergr. 938. Nach BRÜCK (1914, Fig. 44).

die Kontraktion derselben zu nähernden Punkte verbindet. Ist eine solche Zelle mehrkernig, so laufen deshalb die wohl stets zu Säulchen verbundenen Fibrillen an vielen Kernen vorüber. Bei Zellreihen durchziehen die Fibrillen die Querwände der Zellen, wie es für die glatten Muskelzellen von ROUGET (1863, S. 672, siehe unsere Fig. 223), BENDA (1902, S. 216), MARCUS (1913, S. 243) angegeben wurde. (VERZÁRS [1907]) Angabe bezieht sich anscheinend auf eine mehrkernige Zelle und gehört deshalb nicht hier her; er sah keine Zellwände im Amnion des Hühnchens).

Wie dieser Durchtritt der Fibrillen der Säulchen durch die Quermembranen erfolgt, hat man noch nicht genau untersucht. Es ist zu erwarten, daß jede einzelne Fibrille umgeben von Zytoplasma, in dem sie ja entstanden ist, durch eine Perforation der Membran zieht; es träten dann also die Muskelfibrillen ähnlich wie die ergastischen Fibrillen (siehe S. 576) durch feine Plasmabrücken hindurch. Man vergleiche hierzu z. B. die Fig. 38, 39 und 44 (unsere Fig. 224) bei BRÜCK (1914, S. 550), in welcher von einer Muskelzelle aus Fibrillen durch Plasmabrücken der den beiden Zellen gemein-

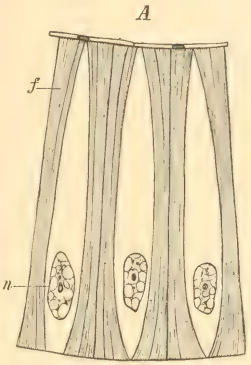
samen Wand ziehen, mit unseren Figuren 202 und 203. Was Brück als Verschmelzungknoten bezeichnet sind Perforationen von Zytoplasma + Fibrillen durchzogen.

Wie dieses Durchtreten durch die Querwände erfolgt, ist noch genauer zu untersuchen. Vermutlich tritt jede Einzelfibrille durch eine besondere Perforation der Membran hindurch.

Die Muskelsäulchen können bei den verschiedenen Spezies der glatten Muskelzellen massiv sein oder wie bei den Fühlermuskeln von Helix eine Höhlung besitzen.

Die Säulchen haben entweder annähernd Zylinderform oder Prismenform (Fig. 225 u. 226) oder besitzen einen rundlichen oder eckigen Querschnitt. Dabei können sie bei eckigem Querschnitt bis schmal plattenförmig werden (Hirudineen).

Der Querschnittdurchmesser der Säulchen ist für die verschiedenen Muskelzellenspezies verschieden, z. B. betrug sie bei dem einfach zylindrischen Einzelsäulchen von Helix (gestreckter



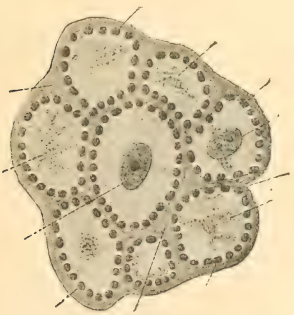


Fig. 225. Muskelzelle aus der Flosse eines Heteropoden (Carinaria mediterranea). *F* Säulchen, *Ms* Zytoplasma, *K* Kern, *Z* teilweise Membran. Nach A. Wackwitz (A. Schneider 1892).

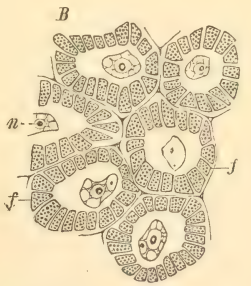


Fig. 226. *A* und *B* glatte Muskelzelle in Längs- und Querschnitt von dem Saugnapf von Pneumoderma mediterraneum. Nach Niemiec. *n* Kern, + Säulchen.

Muskel) ungefähr 5,2 μ, der Kanal ungefähr 0,8 μ (Fläche 6,9 μ^2). Die leistenförmigen „Elementarleistchen“ von Aulostoma (Marcus 1913, Fig. 5 und 6) haben im unkontrahierten Zustande ungefähr im Querschnitt die Dimension $0{,}5 \times 5\,\mu$ (Fläche 2,5 μ^2).

Die Dicke wechselt auch in den verschiedenen Zellen eines Muskels, wie wir es bei Helix sahen und auch, wenn mehrere Säulchen in einer Zelle liegen, nicht unerheblich, wie z. B. die Fig. 229 zeigt.

Sind mehrere Säulchen in einer Zelle vorhanden, so können sie bei den verschiedenen Muskelzellenspezies verschiedenartige Anordnung zeigen. Vorzüglich sind sie entweder peripher in einer Lage (z. B. Fig. 225, Fig. 226) oder peripher in mehreren Lagen (z. B. Fig. 229, Cleodora) angeordnet.

Das relativ leichtflüssige, bewegliche normale Zytoplasma, welches wohl meist das ist, was in der Literatur als „Sarkoplasma“

Fig. 227. Säulchen aus Querschnitten der Muskelzellen einer gestreckten Hirudinee (Aulostoma gulo) Thiazinrot-Toluidinblau nach Marcus (1913, Fig. 5).

Fig. 228. Wie bei Fig. 5. Aus einem kontrahierten Tiere.

oder Protoplasma bezeichnet ist, liegt wahrscheinlich stets bei allen Muskelzellen in feinem Belag auf der Membran der Zelle, die vermutlich auch aus Eiweißstoff besteht, dieser sehr fest adhärierend voraussichtlich viel fester als bei der Pflanzenzelle, deren Membran ja aus Kohlehydrat besteht. Außerdem füllt es alle Räume der Zelle aus, welche die Säulchen, die Kerne und ergastischen Ante

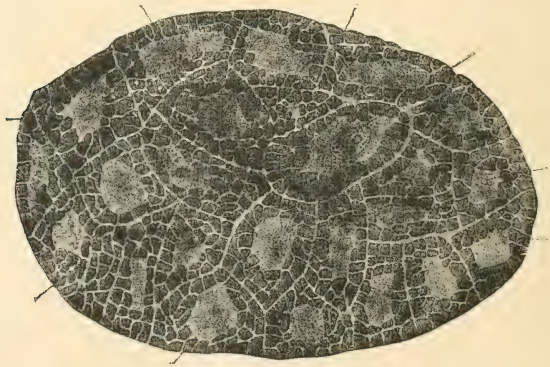


Fig. 229. Rückziehmuskel eines Pteropoden (Cleodora pyramidata). *F* Säulchen, *Ms* Zytoplasma, *K* Kern. Nach Wackwitz (1892).

übrig lassen. Es kann, wie wir bei Helix gesehen haben, dabei eine charakteristische Anordnung zeigen, so daß eine aus Zytoplasma bestehende Struktur entsteht, die für jeden Fall einzeln zu erforschen sein wird. Die Kerne liegen anscheinend stets im normalen Zytoplasma, und zwar entweder ausserhalb der Säulchen oder innerhalb des mit Kanal versehenen Säulchens (wie bei Helix). Die Kerne sind meist gestreckt. Über die Grösse der Kerne in den glatten Muskelzellen der Wirbeltiere gibt uns T. Schulz (1895, S. 524) Aufschluß.

Die ergastischen Ante, welche wohl allermeist aus Gebrauchsstoffen bestehen, überhaupt die Gebrauchsstoffe, liegen hauptsächlich im normalen Zytoplasma, zwischen den Säulchen oder auch im Kanal der hohlen Einzelsäulchen. Doch auch im Zentrum einer Zelle mit peripher angeordneten Säulchen (Helix).

Bei Aulostoma gulo fand Marcus (1913, S. 242, 243) Glykogen im zentral liegenden Zytoplasma; die Glykogenante lagen zwischen den Säulchen.

In dem metabolisierten Zytoplasma der Säulchen liegen bei Helix nur äußerst kleine Ante in geringer Zahl.

Daß alle glatten und alle quergestreiften Muskelzellen Membranen besitzen, ist nach den vorliegenden Daten sehr wahrscheinlich (siehe: Heidenhain (1900, S. 165); S. 571 dieses Buches; Gösta Häggqvist (1920). Es ist mir wahrscheinlich, daß die Zellmembran aller Muskelzellen ergastisch ist, doch ist es nicht bewiesen; man hat sie auch für protoplasmatisch erklärt, z. B. Rollet; Heidenhain (1900, S. 165); Holmgren (1910, S. 281).

Fig. 230. Abschnitt der Ringmuskulatur vom Salamanderdarm. Sublimat-Osmium, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2300. Die Fibrillen enthalten kleinste Kontraktionswellen. Nach Heidenhain 1911, Fig. 398.

Die Innervation der glatten Muskelzelle.

Ältere Literatur bei P. Schultz (1895, S. 54); ferner Retzius (1892, 3. Bd., Taf. 14); Schneider (1902, Fig. 313); London (1905, S. 112); Boeke (1913, S. 349); Apathy (1897, S. 695, 690); Heidenhain (1911, S. 904).

Unsere Kenntnisse über die Innervation der glatten Muskelzelle sind wohl noch gering, doch scheint es sich mit der Innervation ähnlich zu verhalten wie bei der quergestreiften Muskelzelle. Die Fibrillen treten durch die Membran hindurch in

metabolisiertes Zytoplasma, welches Apathy (1897, S. 694) für Pontobdella als „besonders dicht, feinkörnig und stark tingierbar“ bezeichnet. Die Fibrillen scheinen auch Endnetzchen zu bilden (London 1905, S. 112, Fig. 2, Taf. 7). Eine genauere Untersuchung ist erwünscht.

Bei der Kontraktion der glatten Muskelzellen verkürzen sich die Fibrillen, und bei dieser Verkürzung werden sie dicker. Bei Helix konnte ich dies nicht nachweisen, aber es wird bewiesen z. B. durch das Auftreten von sehr dicken Konzentrationswellen in den einzelnen Fibrillen, wie sie in Fig. 230 nach Heidenhain in sehr schöner Weise abgebildet sind.

Die Knoten sind in der Figur ungefähr 0,22 μ dick gezeichnet. Die Zeichnung verrät uns auch, daß mehrfach solche Wellen in benachbarten Fibrillen auf gleicher Höhe auftreten, daß der Reizanlaß also dann alle Fibrillen seiner Querzone des Säulchens ungefähr gleichzeitig erregte. Hie und da scheinen aber auch einzelne Fibrillen isolierte Kontraktionswellen zu zeigen. Als Folge von auf gleicher Höhe nebeneinander liegenden Fibrillen auftretenden Wellen ist in der Fig. 231 bei b eine Verklebung sämtlicher Fibrillen wohl hauptsächlich durch zu große Näherung der verdickten Stellen der Fibrillen, wohl auch durch die Zusammenziehung des metabolisierten Zytoplasmas eingetreten.

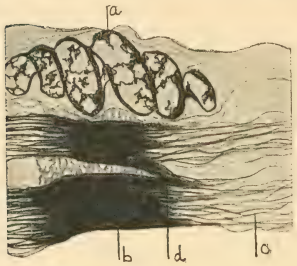


Fig. 231. Kontraktionswelle in glatten Muskelzellen des Darmes von Necturus. Eisenhämatoxylin. *a* Kern, *b* Welle, *c* Fibrillen, größtenteils „verklebt“. Nach Caroline Mc. Gill (1908). Vergr. 800.

Zugleich fließt das metabolisierte zähflüssige Zytoplasma, welches selbstverständlich den Fibrillen adhäriert, mit der Verkürzung der Fibrillen zusammen. Ob eine Volumenänderung der Säulchensubstanz bei der Kontraktion eintritt, konnte ich bei Helix nicht entscheiden, da die einzelnen Säulchen bei den verschiedenen Muskelindividuen zu verschiedenartig sind, so daß eine Vergleichung des Flächendurchmessers des Querschnittes kontrahierter und unkontrahierter Säulchen nicht möglich ist. Marcus (1913, S. 249) nimmt nach der Vergleichung der Säulchenquerschnitte kontrahierter und gestreckter Muskeln an, daß bei der Kontraktion eine Volumenänderung der Säulchenmasse eintritt, doch ist auch diese Annahme durchaus unbewiesen. Es scheint nur so viel richtig zu sein, daß die Leistchen bei kontrahierten Muskeln im Querschnitte auf dem Querschnitt durch die Fibrille in radikaler Richtung länger erscheinen als bei den gestreckten Muskeln. Vielleicht werden sie dabei (gegen die Annahme von Marcus) auch quer zum Radius etwas breiter.

Das normale verhältnismäßig leichtflüssige Zytoplasma mitsamt seinen von tierischem Zellsaft erfüllten Vakuolen wird sein Volumen wahrscheinlich auch beibehalten. Wahrscheinlich werden die Zellsaftvakuolen bei der Kontraktion in der Richtung der Achse flach

gedrückt, wobei die Zytoplasmafäden kontrahiert werden. Die Kerne werden bei der Kontraktion zusammengedrückt, dadurch verbreitert oder verbogen, so daß sie manchmal doppelt winkelig eingeknickt oder auch spiralig gedreht (Fig. 231) erscheinen.

Die Membran (das Sarkolemma) der glatten Muskelzellen wird bei der Kontraktion wahrscheinlich zuerst querrunzelig, dann aber bei stärkerer Dehnung durch queren Innendruck wieder geglättet. Man wird deshalb in den fixierten Präparaten in Kontraktion begriffener Muskeln öfter Querrunzeln finden (siehe z. B. S. 571 dieses Buches). Marcus (1913, S. 245) bildet solche Runzeln wahrscheinlich in seiner Fig. 3, unserer Fig. 232, ab, hält sie aber nicht für Runzeln der Membran.

Die Membran der glatten und quergestreiften Muskelzelle ist auf ihren Längswänden niemals von Plasmabrücken durchbohrt (siehe S. 571), was verständlich ist, wenn man bedenkt, daß, wie besonders Holmgren (1910, S. 283) zeigte, die Muskelzellen eines Muskelfaszikels nicht gleichzeitig tätig sind, so daß sich kontrahierende Zellen neben gestreckt bleibenden liegen können.

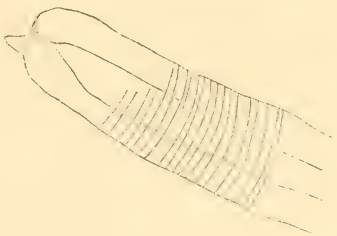


Fig. 232. Ende einer Muskelzelle von Aulostoma gulo, mit 20% Salpetersäure isoliert, versilbert. Querlinien nur auf einem Teil der Oberfläche gezeichnet.

Zuletzt wollen wir noch einen Blick auf die Beziehungen zwischen Morphologie und Physiologie der Muskelzelle werfen. Die von dem Protoplasten der Nervenzelle erzeugte Erregung wird durch die Nervenfibrillen nach der Endplatte geleitet. Diese liegt unter der Membran und besteht aus den schleifen- und netzförmigen Nervenfibrillenendigungen, welche in eine Scheibe metabolisierten Zytoplasmas eingebettet sind. Sie geht kontinuierlich in das normale Zytoplasma über, welches wieder in kontinuierlicher Verbindung mit dem metabolisierten Zytoplasma der Säulchen steht, in welches die Fibrillen eingelagert sind. Die Erregung der Nervenfibrillen erregt also zuerst das metabolisierte Zytoplasma der Endplatte, dieses das normale Zytoplasma, dann wiederum metabolisiertes Zytoplasma des Säulchens, welches zuletzt auch die Fibrillen in Erregung versetzt.

Dabei ist aber nun der Erregungszustand aller Etappen des Weges nicht als gleich zu denken, vielmehr ist jede Stufe entsprechend ihrem mikroskopischen Bau in einen besonderen Erregungszustand und auch von äußeren Einflüssen verschiedenartig zu beeinflussen.

c) Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfibrillen.

Alle Autoren sind wohl darüber einig, daß die Muskelfibrillen im Zytoplasma entstehen. Godlewski (1902, S. 146) sagt z. B.

von den sich eben ausbildenden Fibrillen: „Sowohl die Fibrillen, wie auch die Kernreihen sind also in die eigentliche Plasmamasse eingebettet". Sie vertreten auch vielfach die Meinung, die Muskelfibrillen seien Differenzierungsprodukte des Zytoplasmas, doch nimmt selbstverständlich diese Meinung je nach der Vorstellung, welche sich der einzelne von Wesen und Bau des Zytoplasmas gebildet hat, eine besondere Gestalt an. Man kann so für diese Meinung im allgemeinen anführen: Wagener (Arch. f. Physiol., Anat. Abt. 1880), Rabl (Morph. Jahrb. 15, 1889; 19, 1892) Bütschli und Schewiakoff (Biol. Zentralbl. 11, 1891), Mac Callum (John Hopkins Hosp. Bull. 9, 1898), Bardeen (John Hopkins Hosp. Reports 9, 1900), Prenant (Arch. de Zoolog. expérim. 1903, 1904, 1905; Journ. de l'Anat. et de la Phys. 34, 1899), Wiemann (American Journ. of Anatomy 6, 1907), Heidenhain (1911, S. 514); auch Godlewski (1912, S. 149) kann hier angeführt werden, da er die Körnchen, aus denen nach ihm die Fibrillen entstehen, für „plasmatisch" erklärt; ferner Marceau (1904, S. 331).

Einige Autoren vertraten die Ansicht, daß die Muskelfibrillen zuerst durch morphologische Umgestaltung von Chondriosomen entständen, so Benda (Weitere Mitteilungen über die Mitochondria; Verh. d. phys. Ges. z. Berlin 1898—99), Meves (Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen; Anat. Anz. 31, 1907, S. 402), ferner Duesberg (1909 u. 1910, S. 647) und Brück (1905, S. 610). Wir sahen schon früher (S. 159), daß diese Meinung unrichtig ist. Ob die Substanz der Allinante mit zum Aufbau der Fibrillen dient, wie z. B. Schockaert (1908, S. 354) behauptet, weiß man nicht.

Godlewski (1902) fand in seinen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten kleine schwarze Ante in den jungen Muskelzellen. Diese Ante waren wahrscheinlich ergastischer Natur. Ferner sah er Längsreihen ebenfalls schwarz gefärbter Ante, die vermutlich Septen jüngster Muskelfibrillen waren, die er aber für identisch mit den ergastischen Anten erklärte, ohne daß er irgendeinen Beweis dafür anführt.

Wir können hiernach die angebliche Bildung der Muskelfibrillen aus ergastischen Anten bei der weiteren Besprechung der Entwicklungsgeschichte der Muskelfibrillen ganz außer acht lassen.

Sehen wir zuerst zu, was über die Entwicklung der glatten Fibrillen bekannt ist. Brück (1914) sieht sie ganz unvermittelt fertig auftreten. Er sagt (S. 544): „In welcher Weise die Fibrillen hier gebildet wurden, ließ sich nicht ermitteln." Da er sie in den Plasmabrücken zwischen Epithel- und Muskelzelle (Fig. 30, S. 543) am dicksten und sich nach unten zuspitzend fand, scheinen sie mir Spitzenwachstum zu zeigen. Auch die epithelialen Muskelfibrillen erscheinen „als stark lichtbrechende, homogene Fäden (S. 552)". Es scheint also so, als träten die zuletzt höchsten 0,2 μ dicken Fibrillen plötzlich in Erscheinung und als besäßen sie Spitzenwachstum.

Was nun die gestreiften („heterogen gebauten") Fibrillen anbelangt, so entstehen die gestreiften Fibrillen der spiraligen Muskelzellen der Adduktoren von Anodonta nach Brück (S. 567)

folgendermaßen: „An mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten (Fig. 51 und 52) sieht Brücк zuerst spiralig angeordnete körnige Flecke, die meines Erachtens wesentlich aus feinen ergastischen Anten bestehen, durch welche aber vielleicht schon die noch unter der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Fibrillen ziehen.“ Wenn endlich das Sarkoplasma an Durchsichtigkeit gewonnen hat, kann man zarte Verbindungslinien zwischen den körnigen, dunklen Gebilden (Flecken) wahrnehmen. Diese feinen, um die Sarkoplasmaachse herumlaufenden Linien sind die Muskelfibrillen. Diese

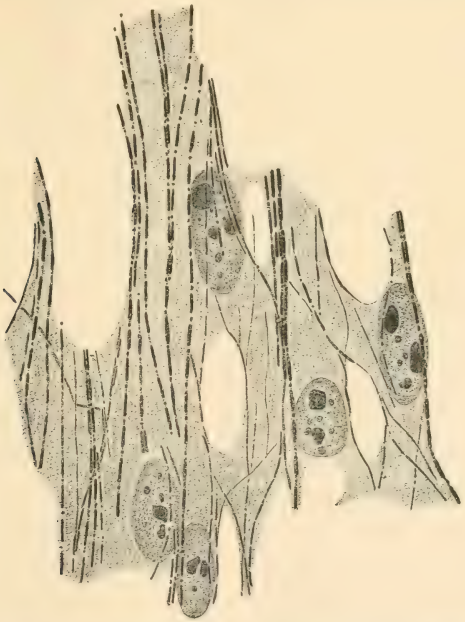


Fig. 233. Anlage der Muskelfibrillen in der Herzwand eines dreijährigen Entenembryos. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Nach Heidenhain (1899, Fig. 13).

sind heterogen, und die dunkel gefärbten Abschnitte sind meist von Körnchen umgeben. Es scheint mir also hiernach, als sei die Septierung der gestreiften Fibrillen schon an den jüngsten Fibrillen zu erkennen. Brücк sagt allerdings (S. 607): „Die vollkommen ausgebildeten homogenen Fibrillen wurden ja in den Adduktorenmuskeln zum Teil in heterogene umgewandelt“, doch erbringt er für diese Behauptung keinen Beweis.

Bezüglich der quergestreiften Muskelfibrillen wollen wir uns die Arbeiten folgender Autoren etwas genauer ansehen: Heidenhain (1899), Godlewski (1902), Marceau (1904), Schlater (1905).

Mlodowska (1908), Duesberg (1909), Heidenhain (1911), Brück (1915), Takeshiro Asai (1915), Häggqvist (1920).

Heidenhain, Godlewski, Marceau, Mladowska und Schlater benutzten zur Färbung der Präparate Heidenhainsches Eisenhämatoxylin. Diese Methode hat den Vorteil, die Fibrillen sehr intensiv zu färben. Da aber der in den Fibrillen entstehende Niederschlag von Eisenhämatoxylin sehr undurchsichtig ist, so tritt oft ein Unterschied in der Färbung der J- und Q-Septen nicht hervor, so daß bei sehr kurzen Septen junger Fibrillen die Septierung nicht deutlich wird, „verklebt" ist. So werden septierte jüngste Fibrillen oft homogen schwarz, oft völlig entfärbt, selten septiert bei der Differenzierung erhalten werden. Berücksichtigt man dieses, so ist folgendes über diese Arbeiten zu sagen.

Fig. 234. Polyplastisches Anlagestadium des Herzmuskels eines Kaninchenembryos von 8,5 mm Länge. Godlewski: „kontinuierliche, größtenteils einheitliche Fibrillen im Herzen." Nach Godlewski (1902, Fig. 26.)

1899 sagt Heidenhain zu seiner in Fig. 233 wiedergegebenen Fig. 13 folgendes: „Und die Entwicklungsgeschichte? Ich bilde in Fig. 13 einen Tangentialschnitt durch die Herzwand eines dreitägigen Entenembryos ab. Hier findet man die ersten Fibrillen angelegt, und schon zeigen sie eine typische Querstreifung. Allein die Fibrillen sind von verschiedenem Kaliber. Da sind sehr feine, welche sich bei dem Eisenhämatoxylinverfahren ganz entfärbt haben, und von diesen ausgehend, treffen wir alle Übergänge bis zu recht groben—."

In der Tat zeigt die Fig. 233 keine Fibrille, welche völlig glatt ist, und eine feinste Fibrille ist schon deutlich quergestreift. 1911 hat Heidenhain seine Darstellung (S. 641) etwas verändert. Er sagt: „Tatsächlich fand ich in der Herzwand des dreitägigen Entenembryos neben stark färbbaren Muskelfibrillen verschiedenen Kalibers mit entwickelter Querstreifung auch feine, schwächer gefärbte Fäden, welche zum Teil völlig homogen erschienen." Er sagt jetzt mit Berufung auf Godlewski, Marceau, Meves und Duesberg auch S. 646: „Als sicher festgestellt kann also gelten, daß ein früheres Stadium homogener Fibrillen vorhanden ist."

Aus den Beschreibungen und Bildern von Godlewski kann man folgendes ableiten. Die Muskelfibrillen treten zuerst als an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegende Fädchen in Erscheinung, welche, meiner Meinung nach, nur dann homogen erscheinen, wenn die Präparate unzweckmäßig differenziert sind.

Das zeigt wohl am klarsten Fig. 9, in welcher man oben zwei äußerst dünne quergestreifte Fibrillen sieht, während viel dickere Fibrillen homogen dargestellt sind. In Fig. 24 sieht man das Ende einer dickeren Fibrille gestreift, den übrigen Teil der Fibrille homogen. Godlewski sagt übrigens selbst (S. 119 und 122), daß die mikroskopische Beobachtung keine absolut sichere Entscheidung darüber zulasse, ob homogene Fibrillen vorkämen. Die von vornherein kurzgliedrigen gestreiften Fibrillen wachsen (S. 143) dann anscheinend in die Länge und Dicke, wobei zugleich die Septen länger werden. Man erkennt zuerst nur Q und J, später Z; zuletzt soll auch M erscheinen. Der Zf-Streifen ist der einzelnen Fibrille eigen.

Marceau (1904) hat an Schafembryonen die Entwicklung der Fibrillen untersucht. Er fixierte mit Sublimatessigsäure oder Sublimat-Kaliumbichromat-Essigsäure und färbte mit Eisenhämatoxylin, mit Eosin nach. Er fand in einem Präparate die verschiedensten Entwicklungsstadien nebeneinander (S. 328) und verband sie in der Weise, welche in folgender Beschreibung seiner Fig. 5, Taf. 18, wiedergegeben ist.

Fig. 5. Schéma du développement d'une fibrille.

a) 1er stade: La fibrille est formée par un filament très fin paraissant uniformément coloré en rouge par l'éosine.

b) 2e stade: Dans l'intérieur du filament apparaissent de très fines granulations régulièrement espacées et colorées soit en rouge, soit en noir suivant que la différenciation de la laque ferrique a été pousée plus ou moins loin.

c) 3e stade: Les granulations, un peu plus grosses, sont disposées par groupes de deux qui proviennent vraisemblablement de la division de granulations mères.

d) 4e stade: Les groupes de deux granulations ont constitué des disques épais entre lesquels n'existent pas encore de disques minces.

e) 5e stade: Les disques minces ont apparu entre les diques épais et la fibrille a sa constitution définitive.

Nota. — Tous ces stades ont été figurés d' après des dessins à la chambre claire de fibrilles observées chez l'embryon de Mouton de 20 millimètres.

Marceau's 1. Stadium ist augenscheinlich eine noch sehr junge Fibrille, aus welcher alles Eisenhämatoxylin entfernt worden war, und welche deshalb auch glatt zu sein schien, während sein Stadium 2 durch passende Differenzierung die das Eisenhämatoxylin festhaltenden und die es leichter abgebenden Partien der jüngsten Fibrillen verschieden gefärbt zeigte. Auch Marceau läßt den Z-Streifen der Fibrillen zuletzt erscheinen. Seine Fig. 6, Taf. 18 zeigt Enden ausgebildeter Fibrillen, welche zugespitzt sind und nach der Spitze zu eine immer zartere und dichtere Septierung zeigen. Marceau beschreibt die Fig. 6 folgendermaßen:

„Extrémités de fibrilles de l'embryon de Mouton de 20 mm. On voit, à une série régulièrement alternante de disques épais et de disques minces, succéder des disques épais et enfin des granulations dont la grosseur va en diminuant progressivement."

Nimmt man, wie Marceau (S. 330) an, daß die jungen Fibrillen an der Spitze weiter wachsen, so erscheint also schon ihre jüngste Partie fein septiert, und ihre Septen verlängern und differenzieren sich mehr und mehr.

Schlater sagt selbst (S. 461), er nähme „Abstand von der Histogenese der Myofibrillen". Seine Abbildungen sind unklar.

Mlodowska hat wohl auch schon die Septierung sehr junger Fibrillen gesehen, denn sie sagt S. 159: „Diese Körnchen färben sich sehr intensiv und leicht kann es geschehen, daß sie oft das Bild des Fadens vollständig verdecken werden: dann kann die Fibrille als aus reihenweise gruppierten Körnchen zusammengesetzt aussehen.“ Auch ihre Figuren zeigen schon einige sehr feine Fibrillen septiert. Die Fibrillen nehmen an Dicke zu, wobei zugleich die Septen länger werden.

A. W. Franz (1916) gibt keine klaren Bilder und bezeichnet wohl zu stark differenzierte Myofibrillen als Plasmafibrillen. Seine Ansicht, daß die zerfallene Kernsubstanz („Kernchromatin“ oder „Chromatin zerfallender Kerne“, S. 465) mit der Bildung der Myofibrillen zu tun habe, ist zweifellos unrichtig. Er sagt übrigens S. 406 folgendes: „Eine Längsspaltung und dadurch bewirkte Vermehrung der Myofibrillen im Sinne Martin Heidenhain's war in unsern Präparaten nirgendwo festzustellen.“

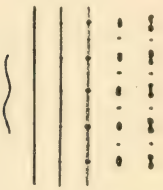


Fig. 235.
Schema der Differenzierung einer Muskelfibrille aus einem Chondriosom. Nach Duesberg (1910, Fig. J).

Nach diesen Arbeiten, in welchen Eisenhämatoxylin benutzt wurde, ist es also nicht unwahrscheinlich, daß die septierten Muskelfibrillen schon bei ihrem Sichtbarwerden septiert sind. Heidenhain (1911, S. 646), Godlewski (1902, S. 121, 122, 131), Marceau (1904, S. 328), Mlodowska (1908, S. 158) vertreten jedoch die Ansicht, daß die jüngsten Muskelfibrillen unseptiert seien. Auch Duesberg, welcher nach Benda's Methode färbte, sieht die jüngsten Fibrillen ähnlich glatt wie die Chondriosomen. Ebenso Takeshiro Asai (1915), der wesentlich nach Heidenhain und mit Schulze's Hämateïn färbt. Fig. 235 zeigt, wie sich Duesberg nach den nebeneinander vorkommenden Bildern die Entwicklungsgeschichte der bei der Färbung hervortretenden Querstreifung vorstellt. Er nimmt also an, der z-Streifen träte mit den ersten Anzeichen der Q-Streifen auf.

Häggqvist (1920) hat zur Färbung seiner Präparate Hansen's Eisentrioxyhämateïn angewandt, zur Kontrastfärbung Säurefuchsin-Pikrinsäure. Der Autor sagt S. 45, die feinsten Fibrillen beständen zuerst „aus äußerst kleinen, eng aneinander liegenden Körnchen“, welche im Mikroskop, wenn das Auge ermüdet, „in eine homogene Linie zu verschmelzen scheinen“ (Abbildung 236). Er sagt ausdrücklich S. 402: „Dagegen kann ich mich mit der Theorie eines homogenen Stadiums nicht einverstanden erklären, sondern neige zu der Annahme, daß die Beobachtung eines solchen auf eine unzweckmäßige Färbemethode zurückzuführen ist.“

Auch in etwas älteren Segmenten der Muskelplatte bestehen die Fibrillen „aus einer Menge kleiner, eng aneinander liegender Körnchen“ (unsere Fig. 237). Die Fibrillen sind also schon in ihren jüngsten Zuständen inhomogen. Er findet dann, wie es seine Abb. 4 zeigt, schon verhältnismäßig lang septierte Fibrillen, welche an ihren Enden dünner sind und kürzere Septen besitzen,

die entsprechend dem Dickerwerden des hinteren Teils auch länger werden. Ähnliches bildet ja auch Marceau in Fig. 6, Taf. 18 ab.

Er (S. 401) bemerkt ausdrücklich, daß er eine Teilung der Q in den mittleren Regionen noch wachsender Fibrillen nicht habe beobachten können. Er sagt von diesen Regionen: „Hier geht

Fig. 236. Muskelfibrille in einem ganz jungen Segment der Muskelplatte einer 4—5 mm langen Kaulquappe. Nach Häggqvist (1920, Abb. 1).

vielmehr ein Wachstum der Körnchen in der Längsrichtung der Fibrillen vor sich und von diesem Wachstum werden sowohl die Körnchen selbst als auch die zwischen denselben gelagerte Substanz betroffen. In dieser Substanz wird schon frühzeitig ein dunkel gefärbter Streifen anstelle der Z sichtbar."

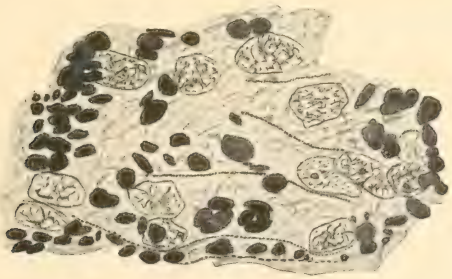


Fig. 237. Muskelfibrille in dem Polyplasten eines etwas älteren Segmentes der Muskelplatte einer 4—5 mm langen Kaulquappe. Nach Häggqvist (1920, Abb. 2).

Häggqvist glaubt zuletzt, daß sich die Fibrillen durch Längsspaltung vermehren. Er sagt S. 402: „Diese Spaltung beginnt, wie meine Präparate zeigen, schon sehr früh (Abb. 3), oft noch ehe die Fibrillen ihre endgültige Länge erreicht haben. Sie nimmt ihren Anfang immer in der Mitte der Fibrille und schreitet nach auswärts, dem Myoseptum zu, fort. — Die Spaltung der Fibrillen

beginnt immer erst in den zentral gelegenen Körnchen und setzt sich nach der Peripherie zu fort.“ Einen Beweis für seine Behauptung erbringt aber der Autor durchaus nicht. Seine Abb. 3 zeigt mir nichts weiter als zwei parallel dicht nebeneinander liegende Fibrillen und zwei Fibrillen, welche ein Stückchen dicht aneinanderliegen, dann sich bogenförmig voneinander entfernen, um zuletzt sich wieder zu berühren. Die Beweisführung für die Spaltung ist hier gerade so dürftig wie bei allen Vorgängern Häggqvist's, welche eine Vermehrung der Fibrillen durch Spaltung annehmen, wie auch bei Takeshiro Asai (1915).

Godlewski will eine gabelförmige Teilung der Fibrillen (S. 130 und 145) gesehen haben und gibt als Beispiel seine Fig. 24c (unsere Fig. 239) an.

Fig. 238. Anscheinend teilweise Spitzenwachstum zeigende jüngere Fibrillen einer Kaulquappe. Nach Häggqvist (1920, Abb. 4).

Marceau (1904, S. 330) deutet auch mit jedem einen ihrer Enden dicht nebeneinander gelagerte, mit den anderen Enden auseinanderspreizende, völlig ausgebildete Fibrillen als Spaltungszustand einer Fibrille.

Schlater (1905, S. 447) beruft sich bezüglich der Behauptung, daß sich die Fibrillen durch Spaltung vermehrten, auf seine Fig. 2 der Tafel 32. Diese zeigt aber nichts weiter als je zwei nebeneinander liegende unklar gezeichnete Fibrillen.

Mlodowska betrachtet ihre Fig. 3 als beweisend für den Vorgang der Spaltung. Diese zeigt in a eine Reihe verschieden dicker Fibrillen, welche auf einer Seite mit ihren Enden zusammenneigen, so daß sie dort ein Bündelchen bilden. Nichts spricht dafür, daß es sich dabei um Spaltung einer dicken Fibrille in mehrere dünne handelt.

Heidenhain (1911, S. 514) behauptet auch weiter, daß die Vermehrung der Muskelfibrillen durch Spaltung geschehe. Es sei

dieses neuerdings allseitig anerkannt (Godlewski, Apathy, Marceau, Renant, Eykleshymer, Mlodowska, McGill). Er deutet in seiner Fig. 375 (unserer Fig. 233) einzelne Erscheinungen als Spaltungen, indem er in seiner Figurenerklärung sagt: „Man sieht gröbere Fasern, welche in Spaltfibrillen auseinanderfahren". Wir deuten auch hier die in Rede stehenden Bilder als Aneinanderlagerungen verschiedener Fibrillen.

Brück (1914, S. 552) behauptet auch das Vorkommen von Längsteilung bei den Muskelfibrillen, bringt aber dafür ebensowenig einen stichhaltigen Grund wie seine Vorgänger.

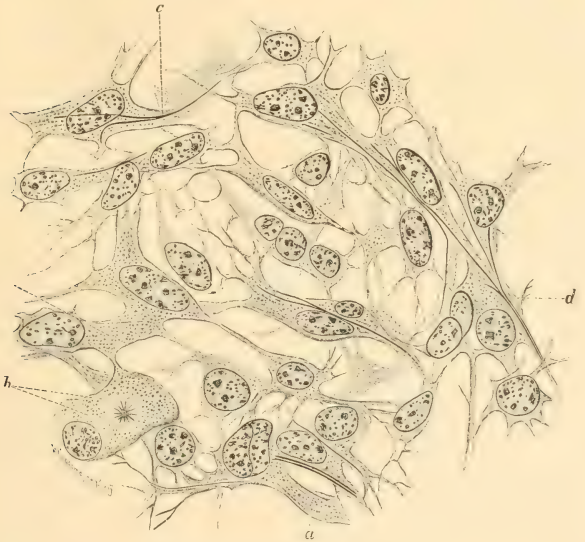


Fig. 239. Anlage der Herzmuskulatur eines Kaninchenembryos von 9 mm Länge. Herzmuskelzellen mit ihren Anastomosen. *a* Zelle mit reihenweise gelagerten schwarzen Körnchen (junge septierte Fibrille). *c* und *d* ungenügend differenzierte, sich scheinbar verästelnde Fibrillen. Nach Godlewski (1902, Fig. 24).

Ich habe überhaupt keinen Beweis für das Vorkommen der Vermehrung der Fibrillen finden können und darf es, wie es Bardeen und auch Scheider (1902, S. 813) taten, durchaus bestreiten.

Ich habe bisher immer von Fibrillen geredet, da die Autoren die abgebildeten Dinge immer als Fibrillen bezeichnen. Ich muß aber besonders betonen, daß all diese Dinge Säulchen sind, und es sehr fraglich ist, ob die abgebildeten feinsten Gebilde tatsächlich Fibrillen sind. Leider können wir die Dicke der gezeichneten feinsten „Fibrillen" nicht messen, da keine genaue Vergrößerung bei den genannten Autoren angegeben ist. Takeshiro Asai gibt zwar Vergrößerungen an, jedoch ist nicht genau zu erkennen,

welches die jüngsten Gebilde sind. Wollte man die Spaltung anerkennen, so würde sie sich immer auf Säulchen beziehen.

Nach allem, was bisher die mikroskopische Untersuchung zutage förderte, scheint die Bildung der quergestreiften Säulchen folgendermaßen zu verlaufen. Jedes Säulchen tritt zuerst als eine an der Grenze der Sichtbarkeit liegende feine, septierte Linie in

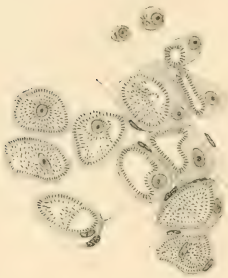


Fig. 240. Querschnitt durch die in Entwicklung begriffenen Rumpfmuskelfasern eines Fisches (Idus miniatus). Nach Maurer (1894, Fig. 28, Taf. 15).

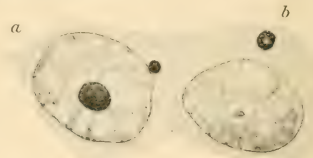


Fig. 241. Erste Entwicklungsstadien des quergestreiften Säulchens der Forelle, zeigen Ähnlichkeit mit Säulchen der glatten Muskulatur. Nach Heidenhain 1913a. Vergr. 3833. Durchmesser des Säulchens in b 0,8 μ.

Erscheinung. Sie wächst dann, vielleicht durch Anlagerung von neu im Zytoplasma gebildeten Fibrillen, in die Dicke und durch begrenzte Verlängerung ihrer Streifen und Weiterbildung ihrer Enden auch in die Länge: es ist selbstverständlich, daß dies beweist, daß die Fibrillen durch Verlängerung ihrer Streifen anfangs in die Länge wachsen. Die J- und Q-Streifen wachsen also selbständig in die Länge, bis sie die Normalgröße erreicht haben, die sie in der fertigen Muskelzelle besitzen. Auch der kurze Z-Streifen ist wahrscheinlich schon von vornherein angelegt, wird aber erst bemerkbar, wenn er zur sichtbaren Länge herangewachsen ist. Heidenhain zeichnet ihn in seiner Fig. 375 schon in sehr feinen Fibrillen; Godlewski (1902, S. 131) sieht ihn anscheinend erst an etwas dickeren Fibrillen, ebenso Marceau (1904, Fig. 5, Taf. 18 usw.); Schlater sieht weder Z noch M; Duesberg sagt, er erschiene kurz nach Auftreten der anisotropen Streifen; Häggqvist (1920, S. 402) sagt, er werde „frühzeitig“ sichtbar.

Fig. 242. Weiter entwickeltes Stadium der Muskelzelle von der Forelle, zeigt verschieden gestaltete Säulchen. Nach Heidenhain 1913a. Taf. XX, Fig. 4. Vergr. 3833.

Da der M-Streifen mindestens durch Eisenhämatoxylin schwer darstellbar ist, so wäre es erklärlich, daß die Aussagen der Autoren über dessen Erscheinen je nach der zufälligen Art der Differenzierung verschieden sind. Godlewski (S. 131) verlegt das Auftreten von M nach dem des Z; Marceau h vor Z; Häggqvist h bedeutend später als Z. Ein Säulchen kann in seiner Mitte zur „Normaldicke“ und Normallänge der Streifen gelangt sein und

dennoch an seinen Enden weiter wachsen. Die Muskelfibrille wächst danach sicher zum Teil durch Intussuszeption, denn durch Apposition kann die Verlängerung der Streifen nicht erfolgen.

Eine besonders hervorzuhebende Tatsache ist es zuletzt, daß an zu Säulchen verbundenen Fibrillen die Streifen so ausgebildet werden, daß die J-, Q-, Z-Streifen die gleiche Länge erhalten und gleichnamige Streifen nebeneinander liegen.

Gehen wir jetzt auf die Querschnittsbilder ein, die von den Autoren zum Beweis der Längsspaltung angeführt werden.

Schon Heidenhain (1894, S. 654) schloß auf die spontane Teilung der Muskelfibrillen aus den Erscheinungen der Cohnheim'schen Felderung. Er sagt: „Was die Spaltungsfrage selbst anbelangt, so glaube ich, daß das Vorhandensein der Cohnheim'schen Felderung des quergestreiften Muskelbündels eine Illustration dieses Vorganges der Spaltung echter Zellenfibrillen ist. Die Cohnheim'sche Felde-

Fig. 243.
Stark vermehrte Säulchen der Forelle. Nach Heidenhain 1913a. Vergr. 3833.

rung nämlich ist nur unter der Annahme erklärlich, daß die zu einem Bündel (Muskelsäulchen von Kölliker) gehörigen Fibrillen sich durch Spaltung von einer Mutterfibrille herleiten; die der Genese nach zueinander gehörigen Fibrillen bleiben unter dem Bilde des v. Kölliker'schen Muskelsäulchens vereinigt." Er vertritt auch 1898 (S. 79) diese Hypothese.

Auch Maurer (1894, S. 566) schließt aus dem Aussehen von Schnitten durch jüngere und ältere Rumpfmuskelzellen (unsere Fig. 240) auf die Vermehrung der Fibrillen durch Spaltung. Er sagt darüber nur: „Dann finden wir, daß diese Fibrillen durch Längsteilung in eine größere Anzahl radiär zueinander gestellter, feinerer Fibrillen zerfällt." Irgendeinen Beweis dafür, daß dieser Zerfall tatsächlich stattfindet, gibt Maurer nicht.

Wir können diesen Behauptungen der Autoren zustimmen, wenn wir statt Fibrille Säulchen setzen.

Setzen wir an Stelle des Wortes Fibrille das Wort Säulchen, so können wir von vornherein annehmen, daß dann die Sätze

Heidenhain's und Maurer's richtig sind, denn die Säulchen scheinen sich durch Vergrößerung und Spaltung zu vermehren.

Den sicheren Beweis führt Heidenhain (1913). Er beweist, daß das jüngste Stadium der Forellenmuskelzelle, die im fertigen Zustand dem menschlichen Muskel ganz ähnlich sieht, noch den Säulchen der glatten Muskulatur sehr ähnlich ist (Fig. 241). Später zerfällt dieses Säulchen in V-förmige Figuren (Fig. 242). Die einzelnen Säulchen zerfallen dann wieder in eine größere Anzahl von stab-, V-, Y- usw. förmigen Säulchen (Fig. 243). Interessant ist, daß die

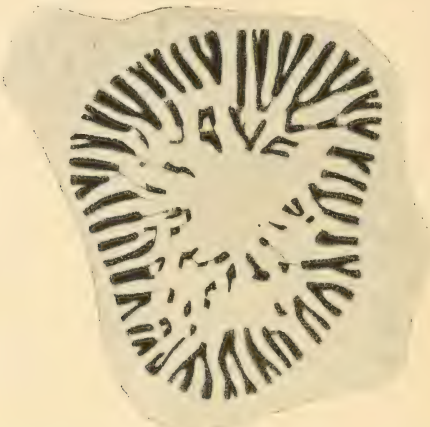


Fig. 244. Die noch mehr vermehrten Säulchen sind durch metabole Zytoplasmafäden in Verbindung geblieben. Nach Heidenhain 1913a. Vergr. 3833.

Säulchen durch Fädchen in Verbindung bleiben (Fig. 244), welche wahrscheinlich aus metabolem Zytoplasma bestehen, welches ursprünglich an dem Aufbau der Säulchen teilgenommen hat (siehe auch Heidenhain, 1913a, S. 436.)

d) Die quergestreifte Muskelfibrille und ihre Struktur.

Die Lehre von dem fibrillären Bau der Muskelzelle ist eine alte; Schwann (1839/40) hat sie begründet, viele Autoren haben sie vertreten. Besonders sind v. Kölliker — von 1850 an bis 1889 — und Engelmann zu erwähnen. Genaueres über hierher gehörige Literatur findet man z. B. bei Retzius (1890, S. 52—68) und Heidenhain (1899, S. 30 und 1911, S. 577).

Zwingende Beweise für die Existenz von Einzelfibrillen bei der quergestreiften Muskulatur lagen in allen bisher bekannten Tatsachen aber nicht vor. Auch v. Kölliker (1888, S. 691) hat die Fibrillen nicht gesehen. Er sagt folgendes: „Die Fibrillen besitzen an frischen in $^1/_2$proz. Kochsalz untersuchten Muskeln bei Vermeidung jeder Dehnung eine Breite von 1—2—4 μ.“ Es sind

immer Säulchen oder Säulchenteile mit Fibrillen verwechselt worden. Nur für die glatte Muskulatur war das Vorhandensein von Fibrillen bekannt, wie ich das im Kap. X, 2b genauer auseinandergesetzt habe. Wir gehen bei unserer Betrachtung ganz im allgemeinen von dieser glatten Muskelzelle aus und nicht wie M. Heidenhain 1911, S. 598 von der quergestreiften. Im Gegensatz zu Heidenhain (1911; 1913, S. 427) sind wir auch jetzt imstande, die quergestreifte Fibrille genau so wie die glatte als ein morphologisch scharf begrenztes Gebilde zu betrachten, welches durch seine Zusammenlagerung in begrenzter Zahl die Muskelsäulchen bildet, die, wie gesagt, allein von den Autoren gesehen worden sind.

Wir wollen nun an Hand der Literatur versuchen, diese Einzelfibrille richtig zu charakterisieren und ihren morphologischen Bau genau festzustellen.

Was die Dicke und Länge der Fibrillen anbelangt, so ist folgendes zu sagen. Die Dicke der glatten Fibrillen ist nach unseren Erfahrungen eine sehr geringe. Sie liegt unter 0,2 μ (Fühler von Helix pomatia), während P. Schulz (1895) für den Magen der Wirbeltiere sie wohl fälschlich zu 0,75 bis 1,0 μ angibt. Ich fand bei der glatten Muskulatur des Magens vom Frosch die Fibrille anscheinend 0,12 μ dick, gefärbt mit Trioxyhämateïn.

Einige Anhaltspunkte für das Vorkommen und die Dicke der Fibrillen bei quergestreiften Muskeln finden wir schon in der Literatur, und zwar ist folgendes zu sagen. Die Angaben von Engelmann 1873, S. 63), daß die Fibrillen einen Durchmesser von 1 μ hätten, beziehen sich nur auf Säulchen.

Was zuerst das Auftreten von Fibrillen auf Querschnitten betrifft, so sieht Rollet (1886, S. 47) an mit 93proz. Spiritus behandelten Präparaten der quergestreiften Muskeln von Hydrophilus piceus im Querschnitt der Muskelsäulchen noch eine feinere Differenzierung, deren Größe er nicht angeben kann. Er zeichnet auch die Säulchen von Hydrophilus piceus ab (1886, Taf. I, Fig. 3), jedoch ist die Dicke der Fibrillen dort nicht klar zu erkennen. Er selber sagt darüber: „Man sieht dann die Cohnheim'schen Felder selbst, wieder in dicht nebeneinanderliegende rundliche Feldchen zerfallen. Die Umgrenzung derselben ist aber in den meisten Fällen bei weitem keine so scharfe, wie die der Cohnheim'schen Felder selbst und die Deutlichkeit der Umgrenzung dieser kleineren Feldchen wechselt häufig in demselben Felde.“ Retzius (1890, S. 85) sagt: „Auf dem Querschnitte sind indessen die Fibrillen (der Säulchen A. M.) nur selten sichtbar. Die Fibrillen sind so dicht gedrängt und so innig aneinander geheftet, daß sie auch in der Längsansicht erst nach der Zerzupfung der Muskelsäulchen wahrnehmbar sind.“ Über die Dicke der durch Zerzupfung erhaltenen Spaltungsstücke sagt er nichts. Markus (1914, S. 425) gibt Querschnittsbilder von den bandförmigen Muskelsäulchen der Libelle, die mit Osmiumbichromat oder Alkohol fixiert und vergoldet oder mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind. Auch seine Figuren sind wenig klar und lassen einzelne Fibrillenquerschnitte nicht scharf erkennen. Es ist dieses auch nach unseren Erfahrungen unmöglich; man kann aus seinen Bildern nur schließen, daß die Muskelsäulchen nicht

homogen sind. In einer zweiten Arbeit (1920, S. 410) gibt er an, daß er das, was er an Goldpräparaten gesehen habe, durch Aufnahmen ungefärbter Schnitte in ultraviolettem Licht bestätigen könne.

Bezüglich der Längsansicht der Fibrillen ist folgendes zu bemerken: Retzius (1890), der die Präparate mit Chrom-Osmiumessigsäure fixiert, mit Rosanilin färbt und in Kaliumazetat betrachtet, zeichnet und bildet unklare Längsstreifung der Muskelsäulchen vielfach ab, so z. B. von Oryctes nasicornis S. 70, Carabus S. 77, Tritonia S. 78, Dytiscus S. 79. Heidenhain sagt (1913, S. 433): „Meiner Erinnerung nach habe ich bei unserem Objekte (Forellenembryo A. M.) Andeutungen einer fibrillären Struktur der radialen Platten gesehen."

Was die Zerfaserung der Muskelzellen eventuell Muskelsäulchen anbelangt, so bespricht Heidenhain (1911, S. 583) diese Versuche. Er gibt an, daß er ebenso wie Martin (1882) Zerfaserungsprodukte bis zu 0,2 μ Breite herab beim Froschmuskel erhalten habe. 1898, S. 34 hat er von Martin selbst geschrieben, daß er die „fibrilläre Einheit auf 0,2 μ glaubt angeben zu können". Es läßt sich aus diesen Zerfaserungsversuchen nur entnehmen, daß die Dicke der Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern höchstens 0,2 μ beträgt.

Eine klare Darstellung der Fibrillen und eine wirkliche Erkennung derselben war erst möglich, als ich die relativ leichte Quellbarkeit des Zytoplasmas in destilliertem Wasser und die relative Widerstandsfähigkeit der Fibrillen gegen dieses Medium genauer studiert hatte. Herr Dr. Janisch hat die Dicke der quergestreiften Fibrillen, wie wir sehen werden, bei der Hummel zuletzt auf anscheinend 0,1 μ festgestellt.

Die quergestreiften Muskelfibrillen sind alle in Septen gegliedert, welche morphologisch und, wie wir sehen werden, auch physiologisch gleichwertig sind. Bei Gliedertieren haben die Septen eine Länge von 10—17 μ, bei Wirbeltieren eine solche von 2—3 μ (siehe Heidenhain 1911, S. 628). Sie enthalten immer J und Q, über die wir bald reden werden. Wir könnten die Septen von $^1/_2$ Z bis $^1/_2$ Z oder von ganz Z bis zu dem Ende des dem zweiten Z benachbarten J-Streifens rechnen, wollen aber, wie es herkömmlich ist, sie abgeschlossen halten durch zwei ganze Z. Die einzelne Fibrille ist vermutlich im Querschnitt isodiametrisch, ihrem ganzen Längsverlauf nach wahrscheinlich mit parallelläufigen Konturlinien versehen. M. Heidenhain sagt wenigstens (1911, S. 623) das gleiche von den Säulchen. Die einzelne Fibrille kann dabei sehr verschieden lang sein, und es ist wahrscheinlich, daß sie bis zu 12 cm lang werden wird, denn so lang werden die Muskelzellen. Das letzte Muskelfach, welches an eine Sehne anschließt, endet immer mit einem J-Streifen, auf welchen ein hier nicht entwickelter Z-Streifen folgen sollte (z. B. Engelmann 1881, S. 534).

Wir gehen bei der Besprechung der Septen von der Entwicklungsgeschichte der Fibrillen aus, da wir dabei sicher sein können, nicht durch die Struktur des Zytoplasmas gestört zu werden. Wie ich in dem Kapitel über die Entwicklung der Muskelfibrillen gezeigt habe, sieht man an den dünnsten Säulchen

schon die Streifen Z, J und Q. Godlewski (1902, S. 131) will in den dünnsten Säulchen in Q zuletzt auch den Streifen M gesehen haben, gibt aber anscheinend keine Abbildung davon, während die anderen, wie Marceau (1904) und Häggqvist (1920, S. 389), nur die Aufhellungszone h angeben. Es ist von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß Godlewski M gesehen hat, da mit Eisenhämatoxylinfärbung M sich nur schwer nachweisen läßt. Wie es scheint, hat auch er nur die helle Stelle Qh gesehen, und wir können auf Godlewski's Angaben das Vorkommen von M in sich entwickelnden Säulchen nicht annehmen.

Wir können von vornherein erwarten — und es ist aus den Tatsachen zu ersehen —, daß bei Eisenhämatoxylin und ähnlichen Färbungen Z, J und Q, sowie die helle Stelle in Q, h auftreten und wollen demnach unsere Fibrille so zeichnen, wie es in Fig. 245 dargestellt ist, wo wir die Länge der Septe der Fibrille gleich 10 μ, die Dicke der Fibrille gleich 0,1 μ angenommen haben. Diese Abbildung soll zugleich unsere Bezeichnungsweise erläutern.

Wir wollen nun dazu übergehen, zu zeigen, was man an überlebenden, unkontrahierten, ungefärbten Fibrillen direkt sehen kann, wenn man relativ tief einstellt. Wir wollen dabei zunächst die Arbeiten von Engelmann zugrunde legen.

Engelmann benutzt in seiner ersten Arbeit (1873) erstens lebende Arthropoden zur Untersuchung.

Ferner als überlebendes Material herauspräparierte Muskeln, „durch welche sich kräftige Kontraktionswellen noch mit relativ bedeutender Geschwindigkeit fortzupflanzen vermochten“. Er untersuchte gewöhnlich mit E. u. F. v. Zeiss oder Nr. 7 von Hartnack in mäßig feuchtem Raum ohne Zusatz.

Er ging also wesentlich von der Betrachtung ganzer Muskelzellen aus, sagt aber (S. 37), daß seine optisch unterscheidbaren Streifen sich auch an dem dünnsten durch Längsspaltung erzeugtem Faserbruchstück nachweisen ließen. Er war wohl sicher allen Fehlern ausgesetzt, welche durch das Zytoplasma und deren ergastische Ante hevorgebracht werden können. Gewöhnlich sah er alle von uns angegebenen Streifen, außerdem aber noch einen Nebenstreifen (N), welcher den J-Streifen halbiert. Doch sieht er diesen Streifen N nicht immer. Er sagt (S. 36), daß bei enggestreiften Wirbeltiermuskeln Z und N zusammenfließen, zu einem dunklen Streifen, so daß also in der Tat N dann nicht zu sehen ist. Das Schema (Fig. 246) zeigt in seinem oberen Teil das, was Engelmann sah. Rollet (1885, S. 126) beobachtete meist mit Alkohol fixiertes Material, sah aber auch schon am lebenden Muskel alle Streifen, die er an jenem beobachtet hatte. Er fand in Käfermuskeln, die in Alkohol gelegen hatten, alle Streifen wieder, die Engelmann angibt.

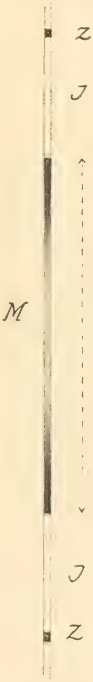


Fig. 245. Schema einer Fibrille von 0,1 μ Breite und 10 μ Länge. Vergr. 1:10000.

Von h des Streifens Q betont er besonders, daß es nicht dieselbe Behandlung verdiene, wie die anderen Streifen, daß die Grenzen von h nicht so scharf seien, wie die der anderen Streifen (S. 94).

Fig. 246. Schema einer Kontraktionswelle aus einer Muskelzelle von Telephorus melamurus, Alkoholpräparat, schwach mit Hämatoxylin gefärbt; bei tiefer Einstellung, links in gewöhnlichem, rechts in polarisiertem Licht, oben ruhend, unten kontrahiert. Zeichnung von Engelmann (1878, Taf. I, Fig. 2).

Die Streifen Z und J, Q mit Qh sind noch von vielen Autoren später gesehen worden. Der Streifen N ist von Krause (1873) und auch von Retzius (1890) als nicht vorhanden betrachtet worden. Retzius schreibt (1890, S. 73): „Es gibt keine Nebenscheibe! Das, was man bisher für Nebenscheiben gehalten hat, gehört nicht den Muskelsäulchen noch den Muskelfibrillen, sondern der Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, an. Es sind Körner, welche nicht in den Säulchen oder Fibrillen, sondern zwischen den Säulchen liegen. Diese Körner gehören der großen Gruppe von Körnchenbildungen an, welche v. Kölliker schon längst „interstitielle Körnchen“ genannt hat. Hier, in den Insektenmuskeln, liegen diese Körnchen außerordentlich regelmäßig angeordnet in einer Reihe oder richtiger in einer Ebene, jederseits von den Streifen der Zwischenscheibe, und ihr Sitz fällt etwa mit der Mitte der isotropen Bänder der extendierten Muskelfaser zusammen. Deshalb hat man sie nach Engelmann als eine besondere „Scheibe“ (Nebenscheibe Engelmann's, „Disque secondaire“ ou „accessoire“, Fredericq und Ranvier) aufgeführt. Sämtliche Forscher, welche sie besprochen haben, ließen sie in den Muskelsäulchen und Fibrillen selbst liegen . .“

„Ich habe mich nun, wie ich oben bereits gesagt, mit voller Sicherheit davon überzeugt, daß auch bei den Tieren, wo eine Nebenscheibe vorzukommen scheint, dieselbe nur scheinbar in den Säulchen und Fibrillen liegt, in denen man sie zu sehen glaubt, wenn man unzerzupfte Muskelfasern betrachtet.“

Retzius wies diese, die Nebenscheibe vortäuschenden Körner, bei einigen Objekten nach, z. B. Carabus und Cetonia.

Rollet (1891) sagt S. 667 selbst, daß die Streifen N kein konstanter Befund an den Anthropodenmuskeln sind.

Heidenhain (1911, S. 519) sagt: „Die ersteren (J-Körner) scheinen indessen von größerer Konstanz zu sein und entsprechen ganz offenbar der früher sogenannten Nebenscheibe N von Rollet.“ Ältere Anschauungen von Heidenhain findet man 1899, S. 80. Ich stimme selbstverständlich mit folgendem Ausspruch Heiden-

HAIN's (1899, S. 83) überein: „Nun hat ROLLET seine Anschauung von der Sache in einer besonderen Schrift gegenüber RETZIUS verteidigt, ohne daß, wie ich glaube, in den Augen des Unbeteiligten dadurch die Sache recht vom Fleck gekommen wäre."

Eine Nebenscheibe (N) existiert als Glied der Muskelfibrillen weder bei Arthropoden noch bei Vertebraten, keinesfalls kann jemand ihre Existenz bei einer Spezies heute noch vertreten, der nicht ganz gründlich die ergastische Ante der betreffenden Spezies untersucht hat. Verschwunden sind die N-Streifen aus der Literatur noch nicht. MAURER (1915) z. B. führt sie noch an.

Eine Schicht, welche man in einer jugendlichen Fibrille, die nach HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin- oder einer ähnlichen Methode gefärbt ist, wohl übersehen kann, ist schließlich die „Mittelscheibe" (M). Dieser Streifen ist zuerst von HENSEN (1868) gesehen worden. MERKEL (1872), der hauptsächlich Musca vomitoria untersuchte, aber auch Astacus fluviatilis bearbeitete, sieht den Streifen niemals in lebenden unkontrahierten Präparaten, aber stets in mit Alkohol gehärteten. Er bildet die Streifen so ab, als seien sie sehr leicht zu sehen und durch Reagentien nachweisbar. NASSE sagt (1882, S. 64ff.): „Als letzte Scheibe bleibt nun noch die zur Querscheibe in naher Beziehung stehende Mittelscheibe von HENSEN, über die ich zunächst bemerken muß, daß ich sie außer bei den Vertebraten und Arthropoden nur noch bei Sagitta gesehen habe, und auch da nicht ohne weiteres, sondern erst nach Erwärmen der Muskeln. Im lebenden Muskel ist die Mittelscheibe überhaupt nicht leicht zu sehen, meist sieht man bei gewöhnlicher Beleuchtung nur die zweiteilige Querscheibe mit hellerer Mitte, nur selten ist mir eine Querscheibe mit dunklerer Mitte zu Gesicht gekommen (vergl. hierzu Fig. 4). Die Seltenheit dieses Falles mag ENGELMANN zu der Behauptung veranlaßt haben, daß niemals im frischen Zustand die Mittelscheibe dunkler (stärker lichtbrechend) erscheine als die Querscheibe. Auch MERKEL gibt an, die Mittelscheibe im frischen Muskel gesehen zu haben, in Form einer dunklen Linie, die etwa die Breite der Zwischenscheibe erreicht. (A. M.: Wohl nur auf kontrahierte zu beziehen.)

Deutlich wird die Mittelscheibe einerseits im Muskelbündel bis zu den feinsten Fibrillen hinab, wenn die Eiweißkörper durch Alkohol, Salizylsäure oder Metallsalze usw. zur Koagulation gebracht sind. Ebenso tritt sie auf das klarste in gespannten gekochten Fasern auf (Fig. 5). Ich erwähne diesen Fall nicht bloß, weil auch hier wieder die Übereinstimmung der verschiedenen koagulierenden Agentien zu konstatieren ist (vergl. den Einfluß des Kochens auf die anisotrope Substanz im zweiten Abschnitt), sondern auch, weil ENGELMANN, dessen Muskeln freilich, weil ungespannt, seiner eigenen Angabe nach bedeutend schrumpften, die Mittelscheibe durch Erhitzung auf 80—100° unkenntlich werden sah.

Andererseits tritt aber die Mittelscheibe sehr hervor in Fasern, deren Myosin, sei es durch Salze, sei es durch Säuren, stark gequollen ist. Ja, sogar nach Behandlung mit konzentrierter Salzsäure war sie in Krebsmuskeln, die keine Spur von Anisotropie erkennen

ließen, noch sehr deutlich, in ihrem Aussehen in diesem Falle der Zwischenscheibe sehr ähnlich.

Endlich kann die Mittelscheibe auch stärker lichtbrechend und so sichtbarer werden, ohne daß das Myosin koaguliert oder gequollen ist, so in Muskeln aus Benzoesäure.

Die große chemische Verschiedenheit der Quer- und Mittelscheibe geht hieraus zur Genüge hervor, die Natur der letzteren wird dadurch freilich noch nicht klarer. Ich finde auch keine genügende Erklärung für das Verborgenbleiben der Mittelscheibe in frischem, wenig gedehntem Zustand, will man nicht dieselbe Erklärung wie bei dem Unsichtbarwerden der Zwischenscheibe mit Abnahme der Dehnung gelten lassen."

Nasse bildet auch nur in erhärteten Muskeln den Streifen M ab, mit Ausnahme von Fig. 4 (Asellus aquaticus, frisch in Eiweiß). Rollet (1891) Taf. 37, Fig. 7 V bildet vergoldete Säulchen von Astacus fluviatilis mit M-Streifen ab. Meigs (1908), der mit ultraviolettem Lichte photographierte und auf seine Photographien besonderen Wert legt (S. 84), behauptet (S. 86), M gesehen zu haben, aber aus den beigegebenen Photographien geht das nicht hervor. Holmgren (1907, S. 613) sagt nur: „Außer von der Existenz der Grundmembran kann man sich auch von der Anwesenheit dünner Mittelmembranen leicht überzeugen." 1910 bildet er auf Taf. 9, Fig. 15 eine Mikrophotographie eines Längsschnittes durch Flügelmuskeln von Libellula ab, die mit Johnsson's Reagens fixiert und durch Eisenalaunhämatoxylin-Thiazinrot-R gefärbt waren. Er sagt darüber: „Eine gefärbte Mittelscheibe ist zu sehen" (S. 263). In längsgeschnittenen Flügelmuskeln von Bombus (nach Benda fixiert und gefärbt) glaubt er (S. 291 und Fig. 28, Taf. X) den Mittelstreifen zu sehen. Man vergleiche auch S. 267. Der Angabe von Hürthle (Pflüger's Archiv 126. Bd., 1609, S. 71): „Ich betrachte daher die Hensen'sche Linie ebenso wie die Nebenscheiben als Bildungen, welche unter dem Einfluß der Fixierung oder schädigender Zusatzflüssigkeiten entstehen", lege ich keine Bedeutung bei. Heidenhain (1911, S. 617) sagt: „Die wahre Mittelmembran ist ein äußerst feines, auch in sehr guten Präparaten nur in feinster Form wahrnehmbares, jedoch gut begrenztes Häutchen, durch welches das Komma haarscharf in zwei Hälften geteilt wird" (Fig. 354 und 355). Er hat über diesen Streifen auch 1899, S. 64 ff. geschrieben. Ich betone ausdrücklich, daß der Streifen in ungefärbten Präparaten bei tiefer Einstellung dunkel erscheinen und bei unkontrahierten Muskeln die Mitte von Qh einnehmen soll. Heidenhain hat durch seine „Inversionsfärbung" das „Mesophragma oder die Mittelmembran" beim menschlichen Herzen und bei Tritonlarven darstellen können (Fig. 247 und Fig. 248).

Hier, wie in allen übrigen Fällen, ist immer zu beachten, ob der M-Streifen wirklich den Fibrillen zukommt oder nur als metabolisiertes Plasma zwischen den Fibrillen liegt und den Qh-Streifen optisch überdeckt, oder ob sogar nur Strukturen von Zytoplasma da sind, die zwischen den Säulen liegend, eine Querstreifung der Fibrillen vortäuschen, indem sie die Säulchen überdecken. Jedenfalls muß die Frage nach dem M-Streifen nochmals genauer unter-

sucht werden. Heidenhain (1911, S. 617) sagt: „Schon früher (1899) hob ich hervor, daß diese Bildung eine genaue Wiederholung des Z-Streifens ist, nur in feinerer Art, aber mit den gleichen Eigenschaften.“ Diese Behauptung ist mir unwahrscheinlich und müßte genauer untersucht werden.

Nach Häggqvist (1920, S. 290) wird beim Frosch die Mittelmembran durch die Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode rot gefärbt. Nach Traina's Methode wurden die „Grund“- und Mittelmembran blau gefärbt (S. 291). Nach Malory's Methode wurden „Grund“- und Mittelmembran blau gefärbt (S. 290).

Zuletzt will ich noch einige Bemerkungen über die einzelnen Streifen machen, und zwar gilt das, was ohne Bemerkungen gesagt ist, für lebende, unkontrahierte Muskelsäulchen bei scharfer Einstellung auf die Mitte jedes Streifens.

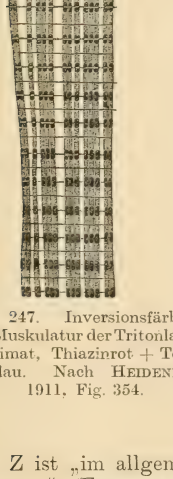


Fig. 247. Inversionsfärbung der Muskulatur der Tritonlarve. Sublimat, Thiazinrot + Toluidinblau. Nach Heidenhain 1911, Fig. 354.

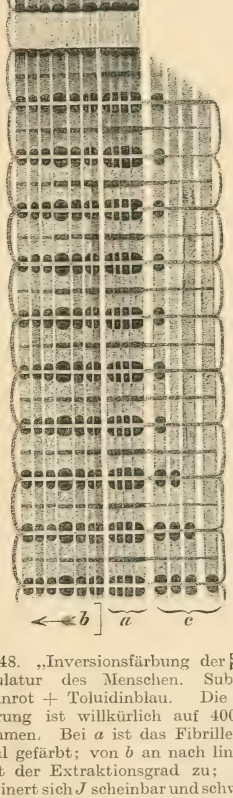


Fig. 248. „Inversionsfärbung der Herzmuskulatur des Menschen. Sublimat, Thiazinrot + Toluidinblau. Die Vergrößerung ist willkürlich auf 4000 angenommen. Bei *a* ist das Fibrillenglied *J* total gefärbt; von *b* an nach links hin nimmt der Extraktionsgrad zu; damit verkleinert sich *J* scheinbar und schwindet zu einem im Äquator durch *Z* halbierten Granulum zusammen. Bei *c* ist *J* zum Teil vollständig extrahiert, so daß *Z* dunkel auf hellerem Grunde sichtbar wird.“ Nach Heidenhain 1911, Fig. 347.

Der Z-Streifen.

Z ist „im allgemeinen der dunkelste Querstreifen der Muskelsubstanz“ (Engelmann 1873, S. 42), weil er von allen Schichten den absolut größten Brechungskoeffizienten besitzt (S. 42). Engelmann (1873, S. 44) sagt über die Dicke des Z-Streifens bei Arthro-

podenmuskeln: „Die absolute Dicke der Zwischenscheibe ist im allgemeinen um so größer, je höher die zugehörigen Muskelfächer; sie wechselt also auch mit dem Dehnungsgrade der Fasern. Im äußersten Falle sah ich sie etwa 0,0008 mm erreichen; so u. a. bei gedehnten Fibrillenbündeln von Astacus (Fig. 9), nicht ganz selten auch bei den Enddarmmuskeln der Fliege (Fig. 6). Von diesen maximalen Werten findet man alle Übergangsstufen bis zu den Grenzen des Wahrnehmbaren."

Nach Krause (1868) ist Z gegen verdünnte Essigsäure widerstandsfähiger als alle anderen Querbänder. Häggqvist (1920, S. 294) sagt: „Es ist daher ganz natürlich; daß ich untersuchen wollte, wie sich die Grundmembranen der Froschmuskeln bei lang andauerndem Kochen verhalten. Dieses wurde in der Weise ausgeführt, daß dünne Froschmuskeln nach Extension in kochendes Wasser gelegt wurden, worauf das Kochen derselben während 30—60 Minuten fortgesetzt wurde. Sie wurden darauf in Zenker's Flüssigkeit fixiert, in Schnitte zerlegt und auf gewöhnliche Art gefärbt. Es zeigte sich nun, daß die Grundmembranen nach genügend lange ausgedehntem Kochen verschwunden waren (Abb. 4, Taf. I)." Dafür, daß die Grundmembran aus Kollagen besteht, wie Häggqvist annimmt, besitzt dieser Versuch keine Beweiskraft. Daß eine Lösung von Z eingetreten ist durch das Kochen, ist sehr unwahrscheinlich.

Über die Färbungen von Z sagt Heidenhain (1899, S. 62) folgendes: Z färbt sich mit Biondi'scher Lösung: mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, mit Rubin purpurrot. In Vanadium-Hämatoxylin-Präparaten (S. 58) tritt Z als dunkle Linie hervor. Hierbei ist stets zu bedenken, daß die „Fibrillen" Heidenhain's Säulchen sind. Nach Häggqvist (1920, S. 280 u. 289) färbt sich Z mit Hansen's Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode rot. Häggqvist's Schluß, daß danach und wegen anderer Reaktionen Z aus Kollagen bestehe, ist ohne Beweiskraft. Wegen der Spezifität der Färbungsmethoden siehe S. 483 dieses Buches.

Über das Verhalten von Z im polarisierten Licht sagt Engelmann (1873, S. 43): „Wie schon oben erwähnt, ist die Zwischenscheibe doppelbrechend, doch ist es schwer, wenn schon mit einiger Ausdauer möglich, an physiologisch frischen Präparaten (von Arthropoden) hierüber ins Reine zu kommen." Bei in Alkohol oder Osmiumsäure erhärteten Zellen fand er, „daß die Zwischenscheibe in demselben Sinne auf dem polarisierten Lichtstrahl wirkt, wie die anisotrope Substanz der Quer- und Mittelscheibe" (A. M.: Mittelscheibe hier gleich Qh). S. 44: „Wo die Zwischenscheibe körnig ist, erscheinen nur die Körner doppelbrechend." Merkel sagt (1881), daß Z anisotrop sei.

Der J-Streifen.

J ist heller als Z und als Q, schrumpft bei Einwirkung Wasser entziehender Agentien am stärksten (Engelmann 1873, S. 53), quillt weniger als Q in Alkalien und verdünnten Säuren (S. 54). Beim Eintrocknen verschwindet nach Fredericq J spurlos (Heidenhain

1911, S. 623). Nach Alkoholhärtung ist die Resistenz von J am geringsten (Heidenhain 1911, S. 624). Dieser Streifen ist durch Eisenhämatoxylin nur schwach färbbar (S. 624). J ist einfach brechend, isotrop (Engelmann 1873, S. 53). Heidenhain vermutet, daß J sehr schwach anisotrop ist (S. 625).

Der Q-Streifen.

Q ist viel dunkler als J und heller als Z. Nach Rollet (1885, S. 114) ist Q bei den mit 93proz. Alkohol konservierten in Scheiben zerfallenen Muskeln der Käfer in verdünnten Säuren (1proz. Ameisensäure) am stärksten quellbar. Q ist von allen Schichten am stärksten doppelbrechend. Es hält bei Eisenhämatoxylinfärbung von allen Schichten den Farbstoff am festesten (Heidenhain 1911, S. 624).

Die in der Übersicht gemachten Angaben beziehen sich nie auf Muskelfibrillen, die man ja noch nicht kannte, sondern auf Säulchen, unter Umständen auf diese und das die Säulchen verbindende metabolisierte Zytoplasma. Es wäre möglich, daß die Fibrillen durch eine Lamelle von metabolisiertem und sehr dichtem Zytoplasma hindurchträten, ohne selbst einen Streifen zu besitzen, aber sie können auch selbst einen Z-Streifen besitzen, was durchaus wahrscheinlich ist.

e) Die quergestreifte Muskelzelle der Flügelmuskeln von Bombus terrestris.

(Eigene Beobachtungen von Dr. Janisch.)

Das folgende Kapitel hat mein Assistent, Herr Dr. Janisch, ganz selbständig bearbeitet. Er hat die Sammlung und Fixierung des Materials noch unter meiner Leitung ausgeführt, dann aber die Bearbeitung selbständig übernommen, da ich erkrankt war. Ich gebe ihm deshalb im folgenden allein das Wort.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchung der quergestreiften Muskelzelle habe ich auf Veranlassung von Herrn Geheimrat Meyer unter genauer Kenntnis von dessen allgemeinen Anschauungen der Muskelzelle vorgenommen, um an einem Beispiel die allgemeine Morphologie dieser Zellart hinsichtlich ihrer Parallelität mit der glatten Muskelzelle festzustellen. Die in der Flügelmuskelzelle der Hummel vorliegende Gleichartigkeit des Baues, die gleichmäßige Lagerung und einfache, zylindrische Form der Säulchen ließ dieses Objekt als Grundlage für eine allgemeine Betrachtung recht günstig erscheinen, eine Voraussetzung, die sich im Laufe der Untersuchung als durchaus richtig herausstellte, da die Zurückführung der im Schnitt erhaltenen Bilder auf die körperlichen Verhältnisse, besonders durch die einfache Gestalt der Säulchen wesentlich erleichtert war.

Da die Morphologie der quergestreiften Muskelzelle im allgemeinen in einem besonderen Kapitel abgehandelt ist, erübrigt es sich, an dieser Stelle auf die Literatur näher einzugehen. Ich werde

mich daher in diesem Abschnitt wesentlich auf meine eigenen Beobachtungen beschränken.

Die Fragestellung, mit der an das Objekt herangetreten wurde, war in der Hauptsache folgende: 1. wie ist das Zytoplasma in der Muskelzelle angeordnet und welche metabolen Veränderungen geht es ein; 2. sind in den Säulchen wie bei der glatten Muskelzelle Fibrillen nachweisbar?

Die Methoden wurden dementsprechend gewählt. Außer der Untersuchung am überlebenden Gewebe wurde die entweder aus dem Thorax herauspräparierte Flügelmuskulatur oder auch der längsdurchschnittene Thorax in heißem, konzentriert wässerigen Sublimat, Zenker'scher Lösung, Flemming's mittlerer Lösung oder in der Benda'schen Modifikation konserviert, in langsam steigendem Alkohol gehärtet und in Paraffin zu 1—5 μ dicken Schnitten verarbeitet. Als Zwischenmedium genügte Alkohol-Xylol, Xylol, Xylol-Paraffin im langsam steigenden Verhältnis. Die Verminderung des Xylolgehaltes im Xylol-Paraffingemisch wurde durch langsame Verdunstung bei Zimmertemperatur erzielt. Die Erhitzung erfolgte in langsam steigenden Graden. Es erwies sich diese sehr sorgfältige Behandlung bei der Zartheit besonders der Strukturen des metabolisierten Zytoplasmas als notwendig, da gerade bei diesem kritischen Punkt der Einbettung sonst leicht Zerreißungen und Schrumpfungen eintreten können. Für den Fibrillennachweis war es notwendig, die Grundmasse der Säulchen zur Quellung zu bringen, um dadurch die Abstände der Fibrillen zu vergrößern, wie es schon bei den glatten Muskelzellen bei Helix pomatia (vergl. Kap. X, S. 687) nach Angabe von Arthur Meyer durch destilliertes Wasser gelang. Die makroskopischen Versuche, die bei Helix deutlich sichtbare Änderungen zeigten, blieben bei der Hummel erfolglos. Isolierte Zellen hatten, überlebend gemessen, eine Länge von 4—5 mm und eine Breite von ca. 0,5 mm. In destilliertem Wasser scheinen sie bis 0,7 mm breit zu werden. Die Verbreiterung erfolgte sofort bei Zusatz von destilliertem Wasser. Eine meßbare Änderung wie bei Helix, der in destillierten Wasser liegenden Fasern trat nach 48 Stunden nicht ein. Trotzdem wurden die Muskeln nach der Wasserbehandlung (von 2,3—75 Minuten steigend) mit heißem Sublimat konserviert und mikroskopisch untersucht. Es gelang auch hier, mit dieser Methode Fibrillen nachzuweisen. Zur Färbung wurde benutzt: Eisenhämatoxylin (diff. mit Eisenalaun 2proz.), Trioxyhämateïn (diff. mit Salzsäure 1 : 100), Mallory's Dreifachfärbung, Phenosafranin-Thiazinrot-Toluidinblau, Thiazinrot-Toluidinblau, Brillantschwarz 3B.-Toluidinblau-Phenosafranin, das Ehrlich-Biondi-Heidenhain'sche Gemisch, Safranin, Benda's Eisenalaun-Sulfalizarin-Kristallviolett, zur Nachfärbung, besonders nach den Eisenlackfarben, Säuregrün 1%, Lichtgrün F. S. $^1/_2$%, Säurefuchsin 0,1%, Orange G 1%, Ehrlich-Biondi-Heidenhain's Gemisch, Thiazinrot $^1/_2$%. Besonders zu erwähnen sind für die Untersuchung der metabolen Veränderung des Zytoplasmas Trioxyhämateïn nach Hansen's (1905, S. 62) Vorschrift allein oder mit Säuregrün, für die Fibrillenuntersuchungen Trioxyhämateïn und besonders auch das Ehrlich-Biondi-Heidenhain'sche Gemisch. Letzteres

(bei Grübler käufliches Trockenpräparat [100 ccm einer 0,4 proz. Lösung + 7 ccm Säurefuchsin $^1/_2$ %]) wurde in der Weise mit Essigsäure 10% angesäuert, daß ein Glasstab von 5 mm Dicke 1 cm weit in die Essigsäure eingetaucht, mit kurzem Ruck abgeschleudert und nun die in einer gewöhnlichen ovalen Küwette befindliche Farblösung mit dem Glasstab umgerührt wurde.

Ich gehe gleich zu meinen eigenen Beobachtungen über. Betrachten wir zunächst den Querschnitt. Die Muskelzelle der Flügelmuskulatur der Hummel ist von einer Membran (Sarkolemm) umschlossen, die bei Trioxyhämateïnfärbung bei starker Differenzierung eine Dicke von 0,12 μ hat und bei dieser Färbung dunkelgrau bis schwarz ist. Das Zytoplasma adhäriert der Membran stark, vermutlich mit Hilfe der Pfeffer'schen Hautschicht. Es wird dies deutlich, wenn gelegentlich das Sarkolemm sich abhebt. Es bleibt dann Zytoplasma an ihr hängen, so daß bei weniger Differenzierung die Membran dann bis 0,16 μ dick erscheint. Bei starker Differenzierung erscheint dann die Membran dunkelgrau, das Zytoplasma hellgrau, bei Nachfärbung mit Säuregrün z. B. grün. Bei dieser Färbung färbt sich das ganze normale Zytoplasma grün, so daß man über dessen Verteilung ein instruktives Bild erhält. Auf dem Querschnitt der Zelle treten die Säulchen je nach dem Differenzierungsgrad hell- bis dunkelgrau gefärbt hervor. Sie liegen entweder. unregelmäßig zerstreut im ganzen Querschnitt oder zu unregelmäßigen bogigen, vielfach auch geraden Reihen angeordnet in Abständen von durchschnittlich 1,1—1,5 μ. Regelmäßig kommen aber auch breitere zytoplasmatische Abgrenzungen vor. Besonders bei Säuregrünfärbung, aber auch durch die übrigen angegebenen Methoden wird deutlich, daß die Säulchen vollständig in Zytoplasma eingebettet liegen, ebenso liegen in dem Zytoplasma die großen ergastischen Körner und die Kerne, ca. 40—50 an der Zahl in einem 3 μ dicken Querschnitt. Das Zytoplasma füllt also sämtliche Räume zwischen Membran, Säulchen, Kernen und Körnern vollständig aus.

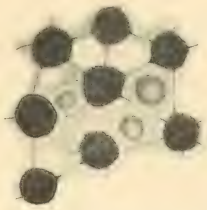


Fig. 249. Querschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris, schwarz: Säulchen, durch metabolisierte Zytoplasmafäden verbunden; dunkelgrau: Körner, aus den (weißen) Hohlräumen sind die Körner herausgefallen; hellgrau: normales Zytoplasma. Sublimat, Trioxyhämateïn. Schnittdicke 1½ μ. Vergr. 3400.

Nach dieser allgemeinen Übersicht gehen wir auf die Einzelheiten näher ein, die an ohne Wasserbehandlung fixiertem Material erörtert werden, zunächst an kontrahierten Muskelzellen. Auf dem Querschnitt erscheinen die Säulchen durchweg rund, bei starker Differenzierung, hellgrau bei Trioxyhämateïnfärbung. Durch die Bilder, die man bei verschieden starker Differenzierung erhält, ferner dadurch, daß man das normale Zytoplasma durch andere Farben gegenfärbt, ist unschwer zu erkennen, daß die Säulchenquerschnitte rund sind, wie in Fig. 249 dargestellt ist. Marcus' (1920, Fig. 1) Bild zeigt hingegen unscharfe Differenzierung, so daß die Säulchen eckig erscheinen. Welche Gründe derartige Bilder be-

stimmen, werden wir bald kennen lernen. Die Trioxyhämateïnfärbung hat vor Eisenhämatoxylin den Vorzug, daß sie alle Säulchenquerschnitte gleichartig im Ton färbt. Trotzdem treten manchmal dunklere Säulchen hervor, besonders werden die Unterschiede deutlich bei sehr dünnen (1 μ dicken) Schnitten. Es hat das seinen Grund darin, ob die Z-Scheibe der Säulchen in dem abgeschnittenem Säulchenstück enthalten ist oder nicht. Da der Abstand von Z bis Z, wie wir sehen werden, mindestens 1,5 μ beträgt, kann eine Z-Scheibe, die sich dunkler färbt, nicht in allen Säulchen des Querschnitts enthalten sein. Erst bei 1,5 μ dicken Schnitten werden die Säulchen gleichmäßig gefärbt, da fast in jedem Säulchenstück eine Z-Scheibe enthalten ist. Wie wir schon kurz andeuteten, liegen die Säulchen vollständig in dem Zytoplasma der Muskelzelle darin. Färberisch erscheinen sie bei Trioxyhämateïn hellgrau, Eisenhämatoxylin hellgraublau, bei Nachfärbung stärker differenzierter Schnitte mit Säuregrün hellgrün, Lichtgrün F. S. graugrün, Säurefuchsin rot, Orange G schmutzigorange, Ehrlich-Biondi-Heidenhain hellrot. Fig. 249 gibt die Lage von Säulchen und Zytoplasma wieder.

Innerhalb des normalen Zytoplasmas, das, wie gesagt, alle Räume ausfüllt, ziehen sich zwischen den Säulchen dunkler gefärbte, durch Eisenlack geschwärzte, dünne fadenartige Gebilde hin, die die Säulchen direkt miteinander verbinden. Sie haben ungefähr eine Dicke von 0,12 μ im Mittel. Wie wir sehen werden, handelt es sich um Fäden, die wir, da sie sich gegenüber Eisenlackfarben als von größerer Dichte erweisen als das normale Zytoplasma, als metabolisiert bezeichnen müssen. Daß sie tatsächlich zähflüssiger sind, wird bei Betrachtung ihres Verhaltens gegen Wasser deutlich werden. Diese Fäden metabolisierten Zytoplasmas ziehen in direktem Verlauf von Säulchen zu Säulchen, auch von den dicht an der Zellmembran liegenden Säulchen ziehen Fäden zur Membran hin und verschmelzen dort innig wahrscheinlich mit der Hautschicht des Sarkolemms. Bei mittlerer Differenzierung treten die Fäden schwarz oder dunkelgrau innerhalb des hellgrauen normalen Zytoplasmas hervor, auch bei Nachfärbung bleiben sie dunkelgrau auf z. B. grünem Grund (Säuregrün). Von den Säulchen strahlen in Sternform mehrere solcher Fäden aus zu den Nachbarsäulchen, wie ich in Fig. 249 dargestellt habe. Dabei ist die Anordnung durchaus nicht gleichmäßig bei mehreren Säulchen. Vielfach gehen 5—6 Fäden in Sternform ab, bei andern weniger oder manchmal auch gar keine. Von einem Punkt eines Säulchens können wie in Fig. 249 auch zwei Fäden ausstrahlen. Der Verlauf ist nicht immer geradlinig, sondern oft auch bogenförmig, hier und da etwas geknickt (an fixiertem Material). Manchmal hören die Fäden wie abgeschnitten auf. Daß es sich tatsächlich um Fäden und nicht um quergeschnittene Längslamellen handelt, erkennt man daraus, daß bei Senken oder Heben des Tubus um 1 oder 2 μ die Fäden verschwinden. Auch da, wo 2 Fäden von einem Punkt ausgehen, verschwinden beide Fäden gleichzeitig.

Am Längsschnitt findet man dieselben Fäden wieder. Sie zeigen dieselben Färbungsverhältnisse und liegen wie am Querschnitt in normales Zytoplasma eingebettet (Fig. 250).

Hier sieht man, daß die Fäden vom Z der Säulchen aus strahlen und je 2 Z-Streifen der Säulchen miteinander verbinden. Etwas bogigen Verlauf und abgeschnittene Fäden findet man auch hier. Ebenso verschwinden die Fäden bei Gebrauch der Mikrometerschraube. Es ist für mich kein Zweifel, daß die hier vorliegenden Gebilde das vorstellen, was als „KRAUSE'sche Grundmembranen" gedeutet wurde (S. 752). Vergleichen wir die am Längsschnitt festgestellte Tatsache, daß die Fäden die Z-Streifen der Säulchen verbinden, mit den Erscheinungen des Querschnittes, so erhellt, daß auf dem Querschnitt nur dann an den Säulchenstücken Fäden auftreten, wenn eine Z-Scheibe in ihnen enthalten ist, daß man sie ferner nur sieht, wenn man auf diese Z-Scheibe scharf einstellt. Immer wird eine Z-Scheibe vorhanden sein, wenn der Schnitt durch die kontrahierte Muskelzelle dicker als ein Muskelfach hoch ist, also mindestens (bei Kontraktion) größer als 1,5 μ (= Höhe des Faches ohne Z) + 2 × 0,17 μ (Dicke der Z-Scheibe). Bei dünneren Schnitten (z. B. 1 μ) werden eine Anzahl von Säulchenstückchen ohne Z-Scheibe sein, und da finden sich die Fäden nicht. Als Resultat der vergleichenden Untersuchung von Längs- und Querschnitten hebe ich also hervor, daß Fäden von metabolisiertem Zytoplasma die Z-Scheiben der Säulchen untereinander und mit der Membran der Muskelzelle verbinden. Membranen finde ich weder auf Längs- noch Querschnitten. Die dunklen Streifen lassen sich immer als Fäden optisch isolieren. Die zwischen den Säulchen aufhörenden Fäden sind so zu deuten, daß bei bogigem Verlauf die Fäden durch das Messer abgeschnitten wurden, da sie in der Regel plötzlich aufhören. Andererseits liegen die Säulchen häufig nicht genau mit ihrem Z-Streifen sich gegenüber, so daß, wie in Fig. 250, die Fäden statt senkrecht mehr oder weniger schräg zu der Längsrichtung der Säulchen verlaufen.

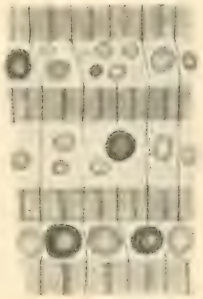


Fig. 250. Längsschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Säulchen dunkelgrau, Z schwarz, durch metabolisierte Fäden verbunden. Normales Zytoplasma hellgrau mit verschieden gefärbten Körnern und kleinen Anten. BENDA's Fixage, Eisenhämatoxylin-Säuregrün, Schnittdicke 1 μ. Vergr. 3400.

An den Stellen, wo die Fäden mit der Z-Scheibe der Säulchen in Verbindung treten, zeigen sich oft, besonders bei Eisenlacken, aber auch bei anderer Färbung (z. B. MALLORY, BENDA's Färbung) spitzknotenartige Verdickungen; besonders bei geringer Differenzierung der Eisenlacke nehmen sie etwas größere Dimensionen an. Sie setzen breit am Säulchen an und laufen konisch sich verengend immer mehr in die Fäden über (Fig. 249). Bei starker Differenzierung verschwindet sie fast ganz. Es ist anzunehmen, daß es sich um eine Verklebung, also einen Artefakt, handelt, die den wahren Verhältnissen nicht entspricht, da man solche Farbklumpen immer da findet, wo sich kreuzende oder winklig zusammen-

hängende Gebilde befinden. Wir haben bisher immer nur die Muskelzelle im kontrahierten Zustand betrachtet. Beim Übergangsstadium und bei Extension finden sich dieselben Verhältnisse wieder, nur scheint das metabolisierte Zytoplasma etwas weniger dicht zu sein, so daß es sich bei den angegebenen Methoden etwas mehr hellgrau färbt, und die seitlichen Grenzen zum normalen Zytoplasma hin etwas weniger scharf sind. Es ist das ja weiter nicht verwunderlich, wenn man hinzuzieht, daß eine Verwandlung von normalen in metabolisiertes Zytoplasma und umgekehrt ja leicht stattfinden kann, kurz gesagt, daß dies Zytoplasma veränderlich ist. Aber zu finden sind die Fäden auch in diesen Stadien, wenn sie auch nicht so deutlich sind.

Andere metabolisierte Fäden als bei Z, insbesondere bei Qh habe ich trotz vieler Bemühungen und sorgfältigster Behandlung des Materials nicht auffinden können.

Das normale Zytoplasma liegt nun, diese Fäden, die also nur ein metaboler Teil des Zytoplasmas sind, eng umschließend, vollständig um die Säulchen herum und füllt alle Zwischenräume aus, wie das aus den beiden Figuren 249 und 250 gut zu ersehen ist. In sich aber enthält es noch größere oder kleinere Körner von in der Regel rundlicher Gestalt, die sich mit Eisenlacken und Kristallviolett intensiv färben können. Diese Körner liegen also immer vollständig in normalem Zytoplasma darin. Die Verteilung der Körner ist wechselnd und durchaus abhängig von dem zwischen den Säulchen befindlichen Zytoplasma. Bei eng stehenden Säulchen liegen sie gewöhnlich in einer Reihe übereinander, bei größerem Abstand der Säulchen unregelmäßig zerstreut. Jedoch ist zu beachten, daß es sich ja immer um eine optische Projektion handelt. Und auf den Querschnitten erkennt man, daß sie tatsächlich überall liegen können, wo normales Zytoplasma sich befindet, also nicht an eine bestimmte Lagerung zu Q oder J der Säulchen gebunden sind. Da die zwischen den Säulchen liegenden Teile ja nicht, wie wir sahen, durch Membranen in Einzelabteilungen zerlegt, wie Holmgren (1907, 1910, 1913) annimmt, sondern lediglich durch Fadensysteme durchkreuzt werden, können wir auch in Höhe der Z-Scheibe der Säulchen solche Körner zwischen den Fäden finden. Da ein Säulchen einen Durchmesser von z. B. 1,88 μ (Kontraktion) hat, müssen auf einen Längsschnitt von 1,5 μ Dicke mehrere Fäden in der aus der Muskelzelle herausgeschnittenen Scheibe liegen, dazwischen findet man bei Fokussierung auch Körner, ebenso auf oder unter den Säulchen, wenn von diesen nur ein Stück abgeschnitten ist. Das Längsschnittbild ist also in bezug auf die Lageverhältnisse von Säulchen, Fäden und Körnern unbedingt zur Deckung mit den am Querschnitt zu findenden Verhältnissen zu bringen, wie ein Vergleich der Figg. 249 und 250 auch ergibt. Von den Körnern selbst werden wir später noch genauer zu reden haben, hier will ich nur noch erwähnen, daß sie in Vakuolen liegen, und sie daher im Schnitt manchmal durch die Behandlung in den verschiedenen Flüssigkeiten herausfallen können, wenn sie angeschnitten sind, besonders also in dünnen Schnitten sehr häufig. Es treten in den Bildern

darum manchmal Hohlräume an Stelle von Körnern (Abb. 249). Das normale Zytoplasma, das also auch die Körner umgibt, tritt uns an den Schnitten entsprechend seiner Verteilung in mannigfachster Form entgegen. Es kann sich naturgemäß immer nur um abgeschnittene Teile handeln, die in ihrer Form von der Größe und Lagerung der Körner abhängig sind. Bei dicht liegenden großen Körnern findet man nur schmale Streifen zwischen denselben (Fig. 250), dagegen bei weiterer Lagerung breitere Zytoplasmabahnen (Fig. 250). Im ersten Fall treten also scheinbar membranartige Bildungen auf, die vielleicht manchmal der Anlaß zu gewissen Deutungen gewesen sind, wie Mittelmembranen, Cajal'sche Membranen. Auch parallel zum Säulchenverlauf können z. B. bei nebeneinander liegenden Körnern solche Strukturen im Schnitt auftreten, die auch mancherlei Deutung erfahren haben, so z. B. werden Holmgren's Längsverbindungen der Q-Körner auf derartiges normales Zytoplasma zurückzuführen sein, zumal eintretende Schrumpfungen oder Zerrungen das normale Aussehen stark beeinträchtigen können. Ich glaube das um so eher annehmen zu dürfen, als auch die Körner in Holmgren's Figuren (unsere Fig. 270, B, C) offenbar gequollen sind. Auch diese Quellung der Körner ruft, wie wir sehen werden, abnorme Verhältnisse hervor. Wie schon bemerkt, steht das normale Zytoplasma auch mit den Säulchen im engsten Zusammenhang und umgibt diese völlig. Wie später besprochen wird, ist die Grundsubstanz der Säulchen ja selbst ein metaboler Teil dieses Zytoplasmas. Es ist darum selbstverständlich, daß Säulchen und umgebendes Zytoplasma organisch eine Einheit sind. Es läßt sich auch hier das umhüllende Zytoplasma färberisch von dem metabolisierten Zytoplasma des Säulchens abgrenzen. Der Farbunterschied wird naturgemäß schärfer sein, wenn eine Z-Scheibe in dem Querschnitt enthalten ist oder z. B. im Extensionsstadium bei Q. Es sind mehrfach solche Hüllschichten um das Säulchen beschrieben worden, so von Holmgren (1910, S. 291) und Marcus (1920, S. 411). Von einer Membran um die Säulchen kann dabei m. E. nicht die Rede sein. Es muß sich lediglich um normales Zytoplasma handeln oder um die an der Grenze von Säulchen und Zytoplasma eintretenden Übergänge ineinander, wenn es sich bei den von den Autoren gesehenen Dingen wirklich nicht um Farbeffekte handelt, wie sie z. B. an der glatten Muskelzelle von Helix beschrieben worden sind, oder aber, vor allem denke ich dabei an die Querschnitte, es das zerrissene metabolisierte Zytoplasma der Fäden ist, das auf die Säulchen gemäß einfacher Oberflächenspannung zurückgeflossen ist, wie wir es bei der Wasserbehandlung der Muskelzelle noch kennen lernen werden.

Wir halten also fest, daß das normale Zytoplasma als wässerige homogene Flüssigkeit gewissermaßen die Grundmasse ist, in der alles metabol veränderte Zytoplasma, die Körner und auch die Kerne eingelagert sind. In dem Zytoplasma findet man hin und wieder zarte querlaufende Hohlräume angeschnitten, die besonders bei starker Färbung sehr dünner Schnitte mit Säuregrün ungefärbt hervortreten. Es sind offenbar Teile des Trophospongiensystems. Näher konnte ich die Trophospongien nicht untersuchen, da mir

jetzt im Winter keine Flugtiere zur Verfügung standen. Die Kerne liegen stets in normalem Zytoplasma, meist in Reihen übereinander. Auf einem Querschnitt von 3 μ zählt man in einer Zelle ca. 40 bis 50 Kerne. Sie liegen vielfach da, wo breitere Zwischenräume zwischen den Säulchen sich finden. Sie sind von langovaler Form. Vor allem im Kontraktionsstadium haben sie meist sehr unregelmäßige Gestalt, sind geknickt, manchmal wie gedreht. Sie sind durchschnittlich 8—9 μ lang und 1,8—2 μ breit. Manchmal findet man an ihrer Oberfläche feine Spitzen ausgezogen, die mit den metabolisierten Fäden zusammenhängen. Es liegen die Fäden in unmittelbarer Nähe des Kerns, jedoch finde ich immer etwas normales Zytoplasma zwischen Kern und Faden. Die Spitzen der Kernmembranen sind sicher Artefakte und scheinen mir darauf zurückzuführen zu sein, daß ein über den Kern hinlaufender Faden, der über dem Kern vielleicht abgeschnitten sein kann, durch Eisenlack z. B. mit der Kernmembran verklebt wird, in ähnlicher Art, wie ich das oben bei der Verbindung der Fäden mit den Säulchen dargetan habe. Von der Anordnung und Gestalt der Säulchen haben wir schon gesprochen. Sie sind also von rundem Querschnitt und zylindrischer Gestalt und haben durchschnittlich einen Durchmesser von 1,25 μ bei Extension und 1,56—1,88 μ bei Kontraktion. Auf die Querstreifung der Säulchen gehen wir nicht näher ein. Bemerken will ich nur, daß scharf nur ein Kontraktions- und ein Extensionsstadium hervortritt; zwischen beiden finden sich alle Übergänge. Die Höhe eines Muskelfachs zwischen 2 Z-Scheiben beträgt bei Extension 2,19—2,5 μ, bei Kontraktion 1,88 μ im Mittel.

Um ein klares Bild über den Bau des Säulchens zu gewinnen, ist es notwendig, daß wir nur solche Längsschnitte heranziehen, wo aus dem Säulchen eine Längsscheibe aus der Mitte herausgeschnitten wurde, die im Maximum eine Dicke von ca. 1,5 μ haben können. Wie wir schon gesehen haben, werden die Säulchen an ihrer Oberfläche von normalem Zytoplasma bedeckt, und bei Z treten die metabolisierten Fäden heran und verschmelzen mit der Z-Scheibe. Wir müssen deshalb alle Säulchenschnitte ausschalten, die irgendwie Oberflächenstrukturen zeigen, um Täuschungen zu vermeiden. Ferner habe ich mehrere Methoden herangezogen, um je nach den verschiedenen Farbtönen und Differenzierungsgraden den Bau des Säulchens zu verstehen. So traten die Säulchen entweder hell auf dunklerem Grund oder dunkel auf hellerem Grund hervor, je nach dem Charakter und der Stärke der Nachfärbung in verschiedenen Nüancen. Es färbte (a Kontraktion, b Extension) Eisenhämatoxylin a) Z + metabolisierte Fäden schwarz bis blaugrau, D (Dunkle Stelle in Q) dunkel bis hellblaugrau, J hellgraubläulich, normales Zytoplasma dunkel bis hellblau je nach Differenzierungsgrad; b) Z + metabolisierte Fäden schwarz bis dunkelblaugrau, Q schwarz bis blaugrau, J graublau, normales Zytoplasma hellgraublau. Trioxyhämateïn: ähnlich wie Eisenhämatoxylin, nur fehlen die blauen Töne, es erscheint der Ton rein grau. Nachfärbung: Säuregrün, J dunkelgrün, normales Zytoplasma hellgrün, Lichtgrün F. S.: weniger intensiv grün, J dunkelgrünlichgrau, normales Zytoplasma hellgrünlich bis hellgrünlich-

grau. Orange G.: J dunkelgrauorange, normales Zytoplasma hell schmutzig orange. Ehrlich-Biondi-Heidenhain: J grauviolett bis violett, vielfach orange, normales Zytoplasma hellrot. Thiazinrot: J dunkelrot, normales Zytoplasma hellrot bis hellgraurot. Andere Färbungen: Mallory: a) Z + metabolisierte Fäden blau bis blauviolett, auch rotviolett, D dunkelviolett, J gelb, orange bis hellviolett, normales Zytoplasma hellrot bis hellrotviolett b) Q rotviolett. Ehrlich-Biondi-Heidenhain: a) Z + metabolisierte Fäden dunkelrot, beinahe schwarz, D dunkelrot, J orange, manchmal violett, normales Zytoplasma hellrot. b) Q dunkelrot, Qh orange bzw. violett. Die erhaltenen Bilder wechseln also. Auch zeigen die Einzelheiten kleine Farbunterschiede je nach der Art der Konservierung. Die Säulchensubstanz im allgemeinen färbt sich also besser als normales Zytoplasma und enthält keine ergastischen Ante. Bei Z tritt in optisch genau senkrecht projizierten Schnitt ein Streifen auf, der das ganze Säulchen durchsetzt, noch stärker färbbar ist als die Säulchensubstanz bei J und mit den ebenso färbbaren metabolisierten Fäden in Zusammenhang steht, bei Q ist das Säulchen ebenso gefärbt wie Z. Dieser Z-Streifen des Säulchens entspricht einer das Säulchen durchsetzenden Querplatte, die im extendierten Zustande der Zelle bei Trioxyhämateinfärbung (stark differenziert) eine Dicke von 0,12 μ hat, bei Kontraktion findet sich an derselben Stelle eine Platte von 0,17—2 μ Dicke (Cs). Daß tatsächlich eine durchgehende Platte bei Z vorliegt, ist leicht zu erkennen, wenn die optische Projektion schräg durch das Säulchen erfolgt. Z tritt da als (eventuell an 2 Seiten angeschnittene) ovale Platte hervor. Bei scharfer Einstellung auf den einen Rand verschwimmt der andere undeutlich. Durch Fokussierung ist es leicht möglich, die Schärfe des Bildes optisch weiterzuschieben. Liegt die Platte nur sehr wenig schräg, was häufig der Fall ist, so tritt sie als scharf dunkler (z. B. Ehrlich-Biondi-Heidenhain-Färbung) Strich hervor, an der einen Seite jedoch zeigt sich eine stark lichtbrechende rote Zone, die der optische Ausdruck der übrigen in die optische Ebene projizierten Platte ist.

Eine Mittelmembran (Heidenhain 1911, S. 617) habe ich bei der Hummel nicht finden können. Von den Heidenhain'schen Inversionsfärbungen habe ich angewandt Thiazinrot-Toluidinblau, Brillantschwarz 3 B-Toluidinblau-Phenosafranin, auch dabei ist M nicht zu finden. Der dunkle Streifen im Kontraktionsstadium (= D) ist, wie wir sehen werden, nicht mit M identisch, sondern entspricht eher Qh. Die Substanz des Säulchens außerhalb Z ist sicher nicht einheitlich, sondern besteht, wie wir noch sehen werden, aus einer Grundmasse metabolisierten Zytoplasmas, in die sehr feine Fibrillen eingelagert sind. In direkt konserviertem Material liegen diese wahrscheinlich so eng zusammen, daß eine färberische Scheidung von Zytoplasma des Säulchens und von Fibrillen nicht möglich ist. Als konstant bei Extension und Kontraktion auftretender Streifen ist nur Z (evtl. Cs) vorhanden. Die übrigen Querstreifen des Säulchens D, Qh, Q, J (ein N habe ich bei der Hummel nie gefunden) wechseln je nach dem Tätigkeitszustand des Säulchens. Es liegt demnach die Vermutung nahe, daß die Z-Platte, ein

stärker färbbarer Teil des metabolisierten Zytoplasmas die übrigen Streifen aber ein Ausdruck von Eigenschaften der Fibrillen an dieser Stelle sind.

Es seien endlich, um weiteren Aufschluß über die Säulchen und das besondere Verhalten der Z-Platte zu geben, noch einige Reaktionen angeführt, die ich mit den aus der lebenden Hummel herauspräparierten Flügelmuskeln anstellte. Die zerzupften Zellen wurden entweder trocken unter das Deckglas gebracht oder in den Reagentien oder zuerst in physiologischer Kochsalzlösung bis zur Isolierung der Säulchen zerzupft und eventuell dann die Reagentien seitlich zugesetzt, unter gleichzeitigem Absaugen auf der anderen Seite. Es wurde mit Objektiv E oder auch mit der Immersion beobachtet. Die isolierten Säulchen lagen im Kontraktionszustande vor. Diese Säulchen zeigten folgendes Verhalten:

Breite der Säulchen in physiologischer Kochsalzlösung 2,5 μ.

Osmiumsäure 2%: fixiert, Breite 2,5 μ.

Flemming mittel: fixiert, Breite 2,5 μ.

Sublimat: fixiert, Breite 2,5 μ.

Formaldehyd: fixiert, Breite 2,5 μ.

Pikrinsäure, ges.: fixiert, Gelbfärbung.

Jodjodkalium: erhält, schwache Färbung.

Millon: erhält, schwache Färbung.

Aqua destillata: quillt auf doppelte Breite: Länge Cs-Cs nicht geändert.

NH_3 10%: starke Verquellung, Cs sichtbar.

NaOH 2%: löst.

Salpeter 10%: quillt 2—3fach, Cs, D, deutlich, nach 5 Minuten nur Cs und ganz schwaches D, nach 7 Minuten nur Cs erkennbar.

Salpetersäure 10%: Säulchen plötzlich gelöst, nur Cs erhalten. Die Cs-Platten fallen z. T. auseinander, z. T. auch nach Druck auf Deckglas in Lage erhalten. Es besteht die Möglichkeit, daß Säulchen bis zur Unsichtbarkeit quillt, wodurch Cs in seiner Lage verschoben wird.

Chloraljod: a) direkt: Säulchen quillt auf zehnfache und mehr Breite, Länge Cs-Cs erhalten. Nach 1 Stunde alles verquollen, so daß nichts mehr erkennbar;

b) nach physiologischen NaCl: quillt plötzlich wie in a), Cs unverändert, schwacher Schein in D, der bald auch schwindet. Nach 10 Minuten Cs kaum sichtbar, nach 30 Minuten nur verquollene Masse, Cs nicht mehr zu finden.

Salzsäure $^1/_2$%: löst schnell: Cs bleibt kurze Zeit erhalten, dann auch schnell gelöst.

Soda 10%: a) direkt: quillt schnell auf 5—6fache Breite. In Cs starke Einschnürung, Cs deutlich, nach 5 Minuten wird Cs undeutlich. Es bleibt verquollene Masse, in der Cs kaum erkennbar;

b) nach NaCl: Säulchen quillt auf 2—3fache Breite, alles außer Cs gelöst, Cs deutlich erhalten. Cs-Platten fallen z. T. auseinander, z. T. bleiben sie aber trotz Druck auf Deckglas in ihrer Lage erhalten.

Trypsin + $^1/_2$% Soda (gewöhnliche Temperatur): quillt $1^1/_2$fach (nach 1 Minute), Querstreifung undeutlich, Cs relativ deutlich, nach 10 Minuten Säulchen schwach erkennbar, Cs undeutlich. Es bleibt nach einer weiteren Stunde nur kaum erkennbare verquollene Masse mit ganz schwachem Cs.

Trypsin rein (gewöhnliche Temperatur): quillt $1^1/_2$fach; nach $^1/_2$ Stunde ist Querstreifung verschwunden, Säulchen erscheint homogen, nur lichter Streifen bei Cs, dieser bleibt noch kurze Zeit und schwindet dann nach weiteren 10 Minuten auch.

Pepsin + $^1/_2$% HCl (gewöhnliche Temperatur): a) direkt: Säulchengruppen quellen 3—4fach, lösen sich innerhalb 5 Minuten. Eine gute Isolierung war nicht möglich,

b) nach NaCl: Säulchen löst sich schnell, Cs noch kurze Zeit erhalten, dann auch schnell gelöst.

Papayotin: Säulchen sehr deutliche Querstreifung, meist Extensionsstadien. Quillt innerhalb 10 Minuten ein wenig. Cs bleibt deutlich, die übrigen Streifen werden undeutlich. Längsstreifung?

Cs leistet also bei den lösenden Reagentien mehr Widerstand als das übrige Säulchen.

Über die Lagerung der ergastischen Körner (Q-, J-Körner, Sarkosomen) habe ich schon gesprochen. Hier handelt es sich darum, ihren Charakter und, soweit das möglich ist, ihre Natur zu untersuchen. Ich stelle darum die Reaktionen, die ich an überlebendem Material mit ihnen anstellte, vorweg. Beim Zerzupfen der Muskelfasern in physiologischer Kochsalzlösung oder in den betreffenden Reagentien fielen die Körner aus ihrem Zusammenhang heraus und lagen überall zerstreut umher. Z. T. wurden die Fasern auch trocken zerzupft und die Reagentien erst unter dem Mikroskop mit größtmöglichster Geschwindigkeit zugesetzt, um ein Trocknen zu vermeiden. Die Körner hatten durchweg kugelige Form.

Osmiumsäure 2%: fixiert, Größe 1—2,5 μ.

Flemming mittel: fixiert, Größe 1—2,5 μ.

Sublimat konz. wässr.: fixiert, Größe 1—2,5 μ.

Formaldehyd 30: fixiert, Größe 1—2,5 μ.

Pikrinsäure: fixiert, intensiv gelb.

Jodjodkalium: deutlich gelb, quellen nicht.

Millon: schwach gelblich-braun, quellen nicht.

Aqua destillata: Körner quellen stark auf, bleiben kugelig und zeigen an der Seite eine stark lichtbrechende Kalotte, die ein Bild von Sichelform zeigt. Der übrige Teil der Kugel ist kaum sichtbar, enthält anscheinend feine Körnchen. Nach 7 Minuten ist nur noch die lichtbrechende Sichel sichtbar, vereinzelt nur ganze Kugeln. Viele mit äußerst zarten Umrissen, die nach 5 Stunden nicht gelöst werden.

Physiologische Kochsalzlösung: Körner quellen, aber viel weniger wie in Aq. dest., sonst ähnlich.

Salpetersäure 10%: quellen nicht, nach $^1/_2$ Stunde ungelöst, schwache Gelbfärbung.

Ammoniak 10%: quellen stark und schnell (3—4fach) ohne Sichelbildung, löst nicht.

Natronlauge 2%: langsame starke Quellung, löst. Einzelne Körner stark gequollen, noch eben sichtbar.

Natriumphosphat: quellen 2—3fach, löst nicht.

Chloraljod: Körner verquellen nicht, hellt nach 10 Minuten so auf, daß Körner nicht mehr zu finden.

Soda 10%: Körner quellen, ungelöst.

Trypsin rein (gewöhnliche Temperatur): Körner quellen auf doppelte Größe, löst nach 1 Stunde nicht.

Pepsin + $^1/_2$% HCl (gewöhnliche Temperatur): Körner quellen, nach 5 Minuten ungelöst, scheinen aber angegriffen, da wieder kleiner und von unregelmäßiger Oberfläche, bleiben ungelöst.

Methylenblau + 1% H_2SO_4 (1 + 10): ungefärbt.

Ferrocyankali: schwache blaue Färbung mit Stich ins Grünliche.

Neutralrot (in physiol. NaCl): schwach rötlich.

Janusgrün (in physiol. NaCl): ganz wenig grünlicher Schimmer.

Entsprechend diesen Reaktionen ist anzunehmen, daß wir in den Körnern Allinante (vergl. S. 159 dieses Buches) oder jedenfalls ihnen nahestehende Körper vor uns haben. Es wurde versucht, durch Druck auf das Deckglas die Körner zu deformieren, jedoch gelang das nur unvollkommen, da der Versuch nur in Flüssigkeit unfixiert vorgenommen werden kann, aber z. B. in physiologischer NaCl-Lösung liegende Körner bereits gequollen sind und nicht mehr die sonstigen Allinanten zukommende Plastizität zeigen, wenn ich auch leichte Formänderungen wahrnehmen konnte.

Die fraglichen Körner sind von einer Anzahl Autoren für plasmatisch (lebend) erklärt worden (vgl. S. 150 dieses Buches). Holmgren und mit ihm Heidenhain hält sie für Stoffwechselorganellen, also ebenfalls für lebende Bildungen.

Wie ich schon andeutete, liegen die Körner in Vakuolen des normalen Zytoplasmas, denn, bei sehr dünnen Schnitten (1—2 μ) fallen sie durch die Behandlung in den Flüssigkeiten häufig heraus; dadurch bleiben die Vakuolen ungefärbt. Die Gestalt der Körner ist in der Regel kugelig, auch bei den verschiedenen Tätigkeitszuständen der Zelle. Manchmal treten jedoch auch mehr oder weniger ovale Formen auf, oder solche, die eine etwas unregelmäßige Gestalt haben. „Geflügelte" Körner habe ich nur selten gesehen. In vielen Fällen, wo sie vorhanden zu sein schienen, konnte ich durch die Mikrometerschraube sich teilweise deckende runde Körner optisch isolieren, von denen das untere dann meist heller gefärbt war. Ähnlich verhielt es sich mit den Holmgrenschen Querbändern, die ich nur zwischen relativ weit auseinanderliegenden Säulchen zu Gesicht bekam. Hier waren es manchmal sehr dicht liegende Körner, von denen ein Teil lang ovale Gestalt hatte und heller gefärbt war. In andern Fällen jedoch hatte ich breitgedrückte, aber sonst normale Körner vor mir. Von einer trophischen Verbindung der Körner mit den Säulchen habe ich nie etwas gesehen. In dünnen Schnitten ($1^1/_2$ μ) lagen sie immer im Zytoplasma zwischen den Säulchen.

Holmgren hat auf Grund der Färbbarkeit der Körner 4 verschiedene Stadien der Tätigkeit der Muskelzelle aufgestellt, die er allerdings bei der Hummel nicht alle scharf unterscheiden konnte. In Übereinstimmung mit Holmgrens Photographien, konnte ich in allen Stadien eine charakteristische Spezifität der Körner gegen Farbstoffe nicht wahrnehmen. In einem und demselben Präparat zeigten dicht nebeneinanderliegende Körner ganz verschiedene Tönung z. B. bei Eisenlackfarben, gleichgültig welches Tätigkeitsstadium vorlag. Auch zeigten sämtliche Präparate kleine und große Körner mit allen Übergängen nebeneinander; ihre Größe wechselt von 0,5—2,5 μ.

Folgende Übersicht mag ein Bild von der Färbbarkeit der Körner bei verschiedenen Färbungen geben. Die Beobachtungen gelten für helles Tageslicht ohne Sonne für homogene Immersion Zeiß 2 mm, Apertur 1,40, Komp. Okular 8. Bei verschiedenen Fixierungsmitteln können kleine Abweichungen der Nüance eintreten.

1. Eisenhämatoxylin: schwarz, dunkel- bis hellblaugrau, sehr hell grau.
   Nachfärbung mit Säuregrün: schwarz, dunkelgraublau, graugrün, intensiv grün.
   Lichtgrün F. S.: schwarz, dunkelgraublau, hellgraublaugrünlich, schmutzig grün, grün.
   Säurefuchsin: schwarz, dunkel- bis hellgrauviolett, rotviolett, rot.
   Orange G: schwarz, dunkelgrauorange, orange.
   Ehrlich-Biondi-Heidenhain: schwarz, grauviolett, braunrot, orangerot.
   Thiazinrot: schwarz, dunkelblaugrau, hellgraurötlich, rot.
2. Trioxyhämateïn: schwarz, dunkel- bis hellgrau, sehr hellgrau.
   Nachfärbung mit Säuregrün: schwarz, dunkelgrau, graugrün, intensiv grün.
   Lichtgrün F. S.: schwarz, dunkelgrau, graugrünlich, schmutzig grün.
   Säurefuchsin: schwarz, dunkel- bis hellgrauviolett, graurot, rot.
   Orange G: schwarz, dunkelgrau, grau-orange, schmutzig orange.
   Ehrlich-Biondi-Heidenhain: schwarz, grauviolett, braunrot, orangerot.
   Thiazinrot: schwarz, dunkelgrau, grauviolett, rot.
3. Mallory: hellgelb, orange, violett.
4. Ehrlich-Biondi-Heidenhain: braunrot, rotviolett, orangerot.
5. Benda's Färbung (nach Benda Fixage): dunkelblauviolett, hellviolett, grau, rötlich.
6. Safranin-Lichtgrün F. S.: grün.
7. Thiazinrot-Toluidinblau: rot, rotviolett.

Nach allem scheint mir nichts dafür zu sprechen, daß wir bei der Hummel in den Körnern Teile des Zytoplasmas sehen dürfen, die ihre „färbbare Materie“ (Holmgren) in die Säulchen abgeben, sondern es sind ergastische Körner, die wie immer in Vakuolen liegen.

Außer diesen Körnern sah ich öfters sehr viel kleinere Ante im Zytoplasma, die durch Eisenlacke schwarz gefärbt wurden (Fig. 250).

Das Verhalten der Muskelzelle gegen destilliertes Wasser.

Als Quellungsmittel wird nur destilliertes Wasser angewandt. Die Muskeln wurden lebend aus dem Tier herausgenommen und nach verschieden langem Verweilen in destilliertem Wasser mit heißem Sublimat (konzentriert wässerige Lösung) konserviert.

Wasserbehandlung 2,5 Minuten: Säulchendurchmesser: 1,88 μ: Höhe des Muskelfachs ohne Z: 1,88 μ: Größe der Körner: 1,56—3,44 μ.

Die Säulchen zeigen unregelmäßigen Verlauf, manchmal wellig, oft geknickt. Körner gequollen, vakuolig, randliche Färbung, oft

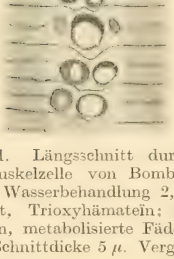


Fig. 251. Längsschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Wasserbehandlung 2,5 Min.. Sublimat, Trioxyhämateïn: Körner gequollen, metabolisierte Fäden verbogen, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 3400.

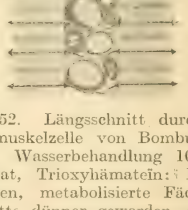


Fig. 252. Längsschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Wasserbehandlung 10 Min. Sublimat, Trioxyhämateïn: Körner gequollen, metabolisierte Fäden in der Mitte dünner geworden, an der Basis verdickt. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 3400.

Sichelformen. Das normale Zytoplasma ist körnig zerfallen, durch die quellenden Körner zusammengedrückt, so daß im Schnitt fädige Strukturen auftreten und Fadensysteme vortäuschen, die zwischen den Säulchen, auch über diese hinlaufend, unregelmäßige Netze bilden (Fig. 251). Metabolisierte Fäden sind noch deutlich zu erkennen, aber ihre Form ist nicht mehr normal. Sie zeigen Knickungen und starke Verbiegungen.

Wasserbehandlung 10 Minuten. Säulchendurchmesser 2 μ: Höhe des Muskelfachs ohne Z 1,56—1,88 μ; Größe der Körner 1,6—3,5 μ.

Körner gequollen, zeigen ähnliche Verhältnisse wie vorige. Das normale Zytoplasma ist noch mehr zusammengedrückt, so daß im Schnitt das Maschenwerk deutlicher wird. Es ist stark körnig und stärker färbbar als normal. Die metabolisierten Fäden sind stark wellig verbogen und geknickt. In der Mitte macht sich eine Verdünnung des Fadens bemerkbar, in der Nähe der Säulchen werden sie dagegen etwas dicker, am Grunde schwellen sie etwas an. (Fig. 252). Diese Verdickungsstellen greifen seitlich etwas

über die Z-Scheibe hinaus, so daß knöpfchenartige Gebilde entstehen. Diese verschwinden beim Fokussieren, sie sitzen also nur an bestimmten Punkten außen am Säulchen bei Z.

Wasserbehandlung 15 Minuten. Säulchenbreite 2—2,19 μ; sonst wie vorige.

Die Körner sind weiter gequollen, so daß stellenweise ihre Form nicht mehr genau zu erkennen ist. Während bei den kürzeren Behandlungszeiten verschiedene Körner nur Anfänge von Quellung zeigten, scheinen sie jetzt durchweg gequollen, wenn auch nicht alle vollständig. Durch ihre Quellung werden die Säulchen weiter auseinandergedrückt. Die kleinsten Zwischenräume schwanken zwischen 1,25 und 2 μ. Das normale Zytoplasma ist zu einem dünnwandigen Maschenwerk zusammengepreßt. Teilweise sind die Körner schon so stark verquollen, daß nur noch unregelmäßige, kaum erkennbare Massen zu sehen sind. Das Zytoplasma ist dabei vollständig zerfetzt worden. (Fig. 253). Die metabolisierten Fäden sind zu einem großen Teil zerrissen, zum Teil sieht man noch Anfänge von Fäden, die jedoch allmählich zarter werden, so daß die Zwischenstücke nicht mehr zu sehen sind. Man hat unbedingt den Eindruck, als ob die Fäden sich verhielten wie zäher Schleim, den man zu einem Faden auszieht. Durch den Zug, hier durch die Quellung der Körner verursacht, wird die Mitte immer dünner. Ihre Masse zieht sich auf die Anheftungspunkte (Z) zurück, die dadurch dicker werden. Das metabolisierte Zytoplasma fließt dabei also auf die Säulchen zurück, und breitet sich an ihrer Oberfläche aus. Durch fortschreitende Quellung der Körner reißt endlich der Faden in der Mitte; das metabolisierte Zytoplasma fließt völlig zum Säulchen zurück und kippt dabei häufig, wie jener Faden aus zähem Schleim, hakenförmig um, wie das in Fig. 253 an mehreren Stellen zu sehen ist. Schneidet man nun ein solches Säulchen so durch (Fig. 253 unten), daß man auf seine Oberfläche hinauf sieht, so erkennt man deutlich die (durch Trioxyhämateïn) schwarz gefärbten Klumpen metabolisierten Zytoplasmas. Daß diese Strukturen mit der Z-Platte an sich nichts zu tun haben, wird deutlich, wenn der Schnitt durch die Mitte des Säulchens geht, wo, wie in Fig. 253 oben, die Z-Platte normal ist. Das metabolisierte Zytoplasma der zerrissenen Fäden umgibt also in Höhe Z das Säulchen, wie der schematisch gehaltene Querschnitt Fig. 254 zeigt. Schneidet man nun das Säulchen so, wie es Fig. 254 angibt, so erhält man Bilder wie Fig. 255. Da, wie auch sonst, vielfach eine große Menge von Säulchen in der gleichen Höhe geschnitten werden, da sie oft in geraden Reihen liegen, so zeigt manchmal ein großer Teil des

Fig. 253. Längsschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Wasserbehandlung 15 Min. Sublimat, Trioxyhämateïn; Körner gequollen, metabolisierte Fäden zum großen Teil zerrissen, ihr Zytoplasma auf das Säulchen zurückgeflossen, unten Säulchen in der Aufsicht, oben im Schnitt. Schnittdicke 1½ μ. Vergr. 3400.

Schnitts solche Bilder, die den Holmgren'schen Querbänden so sehr entsprechen, daß ich geneigt sein möchte, sie damit gleichzusetzen. Es handelt sich also um Dinge, die mit den Körnern nichts zu tun haben, denn diese sind verquollen. Von den Körnern, die breitgedrückt sind und dadurch Querbänderform annehmen können, haben wir schon gesprochen. Es muß zwischen diesen beiden Arten von Querbändern scharf unterschieden werden. In den Säulchen selbst macht sich eine Längsstreifung bemerkbar, jedoch ist sie nur schwach und undeutlich, soviel ist jedoch zu erkennen, daß das Säulchen nicht homogen ist.

Wasserbehandlung 25 Minuten: Säulchendurchmesser 2,5 μ; Höhe des Muskelfachs ohne Z 1,56 μ.

Die Körner sind völlig verquollen, das normale Zytoplasma ist nur in Fetzen sichtbar. Die metabolisierten Fäden sind sämtlich zerrissen. Im übrigen zeigt sich das gleiche Bild wie vorher.

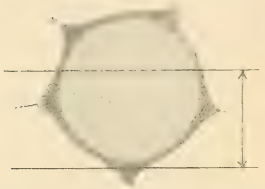


Fig. 254. Schematisch gehaltener Querschnitt durch ein Säulchen von Bombus terrestris, nach 15 Min. Wasserbehandlung mit dem auf das Säulchen (hellgrau) zurückgeflossenen metabolisierten Zytoplasma der Fäden (dunkelgrau). Der Doppelpfeil gibt die Schnittführung der folgenden Figur an.

Fig. 255. Längsschnitt (Schnittführung wie in Fig. 254) durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Wasserbehandlung 15 Min. Sublimat, Trioxyhämateïn. Schnittdicke 1½ μ. Vergr. 3400.

Im Säulchen tritt deutlich eine längsfädige Struktur auf, meist jedoch verklebt. In Höhe Q h wird der dunkle Streif deutlich in Einzelteile aufgelöst, eine Tatsache, die auch schon bei vorigen, wenn auch undeutlich erkennbar war.

Wasserbehandlung 45 Minuten. Säulchenbreite 3,13 bis 5 μ; Höhe des Muskelfachs ohne Z 1,56 μ.

Die Körner sind völlig verquollen, das normale Zytoplasma ist zerfetzt. Das metabolisierte Zytoplasma der zerrissenen Fäden hat sich mehr gleichmäßig in die Höhe der Z-Platte verteilt, doch bleiben die erwähnten schwarz gefärbten Klumpen bestehen. Manchmal erscheinen sie etwas heller gefärbt, sie mögen wohl selbst auch quellen und werden wahrscheinlich auch durch das Quellen des Säulchens auseinandergezerrt.

Das Säulchen ist, wie aus dem Vergleich der Behandlungszeiten hervorgeht, langsam aber stetig gequollen. Dabei war eine längsfädige Struktur zu Tage getreten. In vorliegenden 45 Minuten mit destilliertem Wasser behandelten Objekten ist diese Struktur deutlich erkennbar und kann morphologisch gewertet werden. In

Fig. 256 ist ein Säulchenstück dargestellt. Das Säulchen besteht aus einer färbbaren Grundmasse, in der parallel längs verlaufende Fibrillen sich scharf erkennen lassen. Bei Trioxyhämateïnfärbung erscheint die Grundmasse hellgrau, die Fibrillen dunkelgrau, Z schwarz. Bei Färbung mit dem Ehrlich-Biondi-Heidenhain'schen Gemisch, das hier vorzügliche klare Bilder gab, Grundmasse hellgelb oder hellrotviolett, Fibrillen blauviolett, Z dunkelrot, fast schwarz. Die Grundmasse besteht, da sie nicht wie das normale Zytoplasma körnig in Wasser zerfällt und nach der Quellung färbbar bleibt, aus metabolisiertem Zytoplasma. Sie ist in Wasser quellbar und verliert dadurch an Dichte, bleibt aber schwach färbbar. In diesem metabolisierten Zytoplasma liegen Fibrillen, die voraussichtlich erst isoliert sichtbar werden, wenn der Zwischenraum bis auf 0,2 μ Breite gequollen ist. In einem Schnitt von $1^1/_2\,\mu$ Dicke konnte ich bei hoher Einstellung ca. 10 Fibrillen zählen, deren jede 0,1 μ Dicke besaß zwischen D und Z gemessen. Ich habe bei meinen Versuchen nur Kontraktionsstadien erhalten, ob man überhaupt andere bei dieser Methode erhalten kann, scheint mir fraglich. Der dunkle Streif des Säulchens (D) im Kontraktionsstadium ist nach der Quellung deutlich als nur zur Fibrille gehörig zu erkennen. An dieser Stelle maß ich die Dicke der Fibrille zu 0,12 μ. Zwischen den Fibrillen ist nichts zu finden, was der Mittelscheibe entsprechen möchte. Man könnte dieses D mit der Mittelscheibe Heidenhain's verwechseln, jedoch zeigt es sich als alleinige Fibrillenstruktur, zwischen den Fibrillen findet sich nur das metabolisierte Zytoplasma wie im ganzen Säulchen. Außerdem ist dieses nur in kontrahiertem Zustand auftretende D zu dick (mindestens 0,18 μ), für eine M-Membran. Als voller Querstreifen ist nur Cs erhalten. Die Cs-Scheibe durchsetzt auch hier völlig das gequollene Säulchen und ist auch wohl selbst gequollen, da Einschnürungen bei der langsam indifferenten Wirkung des Wassers nicht auftraten, aber sie bleibt doch noch so dicht, daß färberisch kein Unterschied gegen das ungequollene Cs hervortritt. Da die Z-Platte die Fibrillen ganz umhüllt, ist nicht zu entscheiden, ob ein Glied Z der Fibrille existiert, was man sieht, ist jedenfalls nur eine schwarz gefärbte Platte. Es muß auf jeden Fall angenommen werden, daß die Fibrillen die Z-Scheibe durchbohren und kontinuierlich durch sie hindurchziehen.

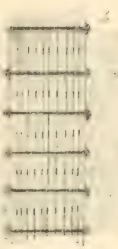


Fig. 256. Längsschnitt durch die Flügelmuskelzelle von Bombus terrestris. Wasserbehandlung 45 Min. Sublimat, Ehrlich-Biondi-Heidenhain, Schnittdicke $1\,^1/_2\mu$. Fibrillen bei hoher Einstellung gezeichnet. Vergr. 3400.

Ergebnisse.

Stellen wir die Erfahrungen, die wir an den mit Wasser behandelten Objekten gemacht haben, denen an direkt konserviertem Material gegenüber, so ergibt sich folgendes Bild der quergestreif-

ten Muskelzelle der Hummel. Die Muskelzelle wird von einer Membran, dem Sarkolemm umschlossen, an welches das Zytoplasma adhäriert. Das Zytoplasma füllt die ganze Zelle aus und ist von einem Kanalsystem, den Trophospongien, durchzogen. In das Zytoplasma eingebettet liegen ergastische Körner wechselnder Größe, die höchstwahrscheinlich Allinante sind. Sie sind von weicher plastischer Beschaffenheit, wie aus den verschiedenen Formen, die in konserviertem Material auftreten, geschlossen werden muß. Meist sind sie jedoch rund, können aber auch ovale Formen annehmen, oder auch ganz unregelmäßig sein, indem flügelförmige Fortsätze auftreten. Sie liegen immer in normalem Zytoplasma und treten also nicht in unmittelbaren Zusammenhang mit den Säulchen. Ein Teil der Holmgren'schen Querbänder (1908, Fig. 17, 19) sind flachgedrückte Körner.

Das Zytoplasma ist stellenweise metabol. So die Grundmasse der Säulchen. Die Säulchen sind von langzylindrischer Form mit rundem Querschnitt. Die Grundmasse ist durch Wasser quellbar. In regelmäßigen Abständen wird das Säulchen von einer Querscheibe (Z) in Fächer abgeteilt. Diese Z-Scheibe besteht sicher teilweise aus metabolem Zytoplasma, das aber weit stärker metabolisiert ist als die übrige Säulchen-Grundmasse. Die Z-Scheiben der parallel liegenden Säulchen stehen untereinander und mit der Zellmembran durch Fäden in Verbindung, die ebenfalls metabolisiertes Zytoplasma sind und sich ebenso färben wie die Z-Scheibe. Tritt Quellung der Körner ein, so werden die Fäden zunächst verbogen, ziehen sich dann dünn aus und zerreißen endlich. Die Quellung der Körner kann auch bei direkter Konservierung erfolgen, so daß auch dann Zustände auftreten können, wie wir sie bei Wasserquellung kennen gelernt haben. Das metabolisierte Zytoplasma der Fäden fließt bei deren Dehnung und Zerreißen auf die Säulchen zurück und umgibt sie in der Höhe von Z auf der Oberfläche als Fließmasse, in der an den ursprünglichen Ansatzstellen der Fäden knotenartige Verdickungen auftreten. Das Bild, welches der Schnitt bietet, ist ganz davon abhängig, wie das Säulchen angeschnitten wird. Die Reihenanordnung der Säulchen erklärt, daß große Gebiete des Schnittpräparates das gleiche Aussehen zeigen können. Ist das Säulchen eben angeschnitten, so kommen Bilder zustande, die den Holmgren'schen Querbändern, die zu den Säulchen in Beziehung stehen, entsprechen (Holmgren 1908, Fig. 16). Da das metabolisierte Zytoplasma der Fäden und der Z-Scheibe sich gleich färben, liegt hier m. E. die Ursache für Holmgren's Lehre vom stofflichen Umsatz. Die hier zur Rede stehenden Strukturen haben aber mit den Körnern gar nichts zu tun.

In die Grundmasse metabolisierten Zytoplasmas der Säulchen liegen Fibrillen eingebettet, das Säulchen ist also nicht wie Holmgren (1910, S. 278, 285) sagt, homogen und die kontraktile Einheit. Die Fibrillen werden erst sichtbar, wenn die Grundmasse quillt und die Fibrillen dadurch auseinanderdrückt, so daß der Zwischenraum größer als 0,2 μ wird. Die Dicke der Fibrillen wurde zu 0,1 μ gemessen, sie sind also jedenfalls äußerst dünn (dünner als 0,2 μ). In den Quellungspräparaten liegen die Fibrillen nur im

Kontraktionsstadium vor. Der dunkle Streif D ist eine Fibrillenstruktur. Ob bei Z des Säulchens auch ein Z der Fibrille existiert, kann hier nicht entschieden werden, da die schwarz färbbare Scheibe aus metabolisiertem Zytoplasma die Fibrillen an dieser Stelle vollständig einhüllt und dadurch unsichtbar macht.

f) Allgemeines über die quergestreifte Muskelzelle.

Einleitung.

Die quergestreiften Muskelzellen werden „bei geringer Breite (9—10 μ) bis zu 12 cm lang und daher findet man nur in Muskeln, welche parallel der Faserung gemessen, die Ausdehnung von 12 cm überschreiten", freie Endigungen (Heidenhain 1911, S. 529). Nach

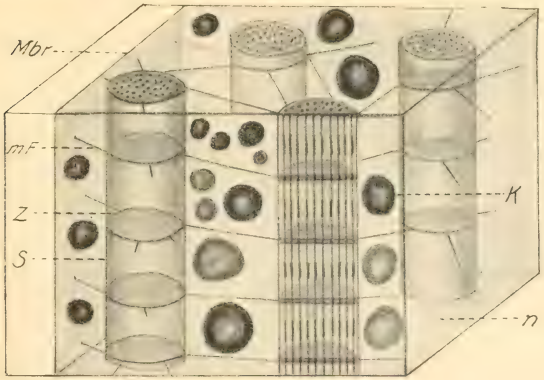


Fig. 257. Schema des Baues einer quergestreiften Muskelzelle. 4 Säulchen (*S*), die vorn rechts längs durchschnitten, die Fibrillen zeigend, mit *Z*-platten (*Z*), die durch metabolisierte Fäden (*mF*) verbunden sind. Normales Zytoplasma (*n*) hellgrau mit verschieden gefärbten Körnern (*K*). Links die Membran der Zelle (*Mbr*).

allem, was wir aus dem Bau der glatten Muskelzelle schließen dürfen und von der Morphologie der Muskelzelle der Hummel (Kap. X, 2e) wissen und aus der Morphologie, wie sie in der Literatur geschildert wird, über den Bau der Muskelzelle (Muskelfaser, Primitivbündel, Muskelprimitivbündel) der Arthropoden und Vertebraten ableiten können, ist der allgemeine Bau der Muskelzelle folgendermaßen zu verstehen (auf die neueren ganz abweichenden Anschauungen von Baldwin [1913, S. 130 u. 146], gegen die schon T. Asai [1915, S. 8] und O. Schultze [1913, S. 193] sich aussprechen, und von v. Ebner [1918, S. 108], der die Querstreifung als von aufgelagerten Körnern vorgetäuscht ansieht, gehen wir nicht ein). Die wahrscheinlich ergastische von den Tracheenendigungen (nicht von den Blutgefäßen) und den Nervenfibrillen durchbohrte Membran — das Sarkolemm — ist zuerst erfüllt mit einem, wie überall,

aus einer homogenen wässerigen Lösung bestehenden Zytoplasma. Dieses ist größtenteils normal, teilweise metabolisiert (siehe Fig. 257). In dem normalen Zytoplasma liegen alle Kerne, die ergastischen Gebilde, die Muskelsäulchen und die Trophospongien. Die Muskelfibrillen sind bei Arthropoden und Vertebraten stets zu Säulchen verbunden. Diese bestehen aus metabolisiertem Zytoplasma, in welches die Fibrillen dicht eingebettet sind. Das metabolisierte von ergastischen Einschlüssen freie Zytoplasma, welches sich, wie immer, jederzeit aus dem normalen Zytoplasma bilden kann, zieht wahrscheinlich stets in Form von Fäden zuerst von der unsichtbaren Hautschicht nach dem Z-Streifen der Säulchen hin und verbindet auch dieselben untereinander, kann aber auch sonst in Form von feineren Fäden auftreten. Über die Kontraktion der Muskelzelle ist noch zu sagen, daß der Muskel bei der Kontraktion sein Volumen nicht ändert (Höber 1919, S. 284); auch Teile scheinen ihr Volumen nicht zu ändern, denn Engelmann (1873, S. 165) konnte keine Änderung des Volumens der Muskelfächer (also metabolisiertes Zytoplasma und Muskelfibrillen) bei Telephorus feststellen (vgl. übrigens auch Hürthle [1909 im allg.]).

Die Innervation der quergestreiften Muskelzelle.

Es ist bekannt (vgl. Boeke [1909, S. 215], Heidenhain [1911, S. 900]), daß die nackten Nervenfibrillen allein durch die Membran der Muskelzelle in das Zytoplasma der Muskelzelle eintreten. Dabei kann eine Muskelfaser von mehreren Segmentalnerven innerviert werden (Agduhr [1916, S. 8]) und es können motorische und akzessorische Nerven an die Muskelzelle herantreten (Boeke [1910, S. 481], Agduhr [1916, S. 9 u. 1920, S. 274]). Unter allen Umständen, mögen sie in der Einzahl oder Mehrzahl eindringen, bilden sie dort kleine Schlingen (z. B. Kolmer [1905, S. 423], Boeke [1909, S. 212 f.]) und endigen niemals frei. Diese kleinen Schlingen sowie die Nervenfibrillen umgeben sich mit von ergastischen Körpern freien Zytoplasmamassen (den sogenannten Plattensohlen), welche direkt in das Zytoplasma der Muskelzelle übergehen. Das Zytoplasma dieser Nervenendplatten ist metabolisiert und dem Zytoplasma der Muskelzelle zuzurechnen. Es steht also einmal mit dem normalen Zytoplasma in direkter Verbindung und zweitens durch die in der Muskelzelle verlaufenden metabolisierten Fäden mit dem metabolisierten Zytoplasma der Säulchen und damit mit den alloplasmatischen Muskelfibrillen.

Die Membran der Muskelzelle.

Die Membran der quergestreiften Muskelzelle (das Sarkolemm) ist von vielen Autoren nicht richtig verstanden worden. Wir betonen, daß es sich immer nur um die wirkliche Membran, nicht um angelagerte bindegewebige Elemente handelt, daß also der Begriff Zellmembran oder Sarkolemm auf diese nicht ausgedehnt werden darf, wie es z. B. Merkel (1909) tut. Die Abgrenzung der Muskelzelle durch eine Membran darzustellen, gelang als erstem Eberth (1866, S. 105) am Herzen von Wirbeltieren und vom Fluß-

krebs, der sie mit der Recklinghausen'schen Silbermethode als dunkle Linie hervortreten sah. Seitdem ist in fast allen Arbeiten das Vorkommen des Sarkolemms bei den quergestreiften Muskelzellen anerkannt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Zellmembran ergastisch ist, doch muß dafür noch der exakte Beweis geführt werden, man hat sie auch für protoplasmatisch erklärt (z. B. Rollet [1885], Heidenhain [1900, S. 165], Holmgren [1910, S. 281]). Auch (1911, S. 531) faßt Heidenhain sie „als eine oberflächliche Erhärtungsschicht des Sarkoplasmas" auf. Auch „die Herzmuskelfasern werden durchgehends von einem gut darstellbaren Sarkolemm bekleidet, welches oftmals quergerunzelt erscheint, so daß im optischen Längsschnitt sich das Bild der bekannten Festons ergibt" (Heidenhain [1911, S. 540]). Heidenhain (1911, Fig. 298, 299) färbt in elektiver Weise die Sarkolemme mit Vanadiumhämatoxylin. Seine „Zwischensarkolemme" sind grundsätzlich nichts anderes als Zellmembranen, die bei den „ungespaltenen" zwei Muskelzellen gemeinsam sind. Das Sarkolemm umschließt die Muskelzelle allseitig, auch an ihren Enden, wie Labbé (1902, S. 750), Stamm (1904, S. 127 u. 1909, S. 337), Henneguy (1906, S. 133), Wege (1909, S. 124 u. 1911, S. 34), Casper (1913, S. 421) für Arthropoden und Herwerden (1913, S. 193) und Peterfi (1913, S. 15) für Wirbeltiere nachwiesen, und ist nur durch Nervenfibrillen und bei Insekten durch die eindringenden feinsten Tracheenröhrchen durchbrochen.

Das Zytoplasma.

Indem wir alles unberücksichtigt lassen, was interfibrilläre Substanz und ähnlich genannt wurde, (Dobié [1849], Kölliker [1850, S. 200, 204, 1857] usw., vergl. auch Heidenhain [1911, S. 628]) wollen wir nur Rollet (1885, I) erwähnen, der den Namen „Sarkoplasma" erfunden hat. Dieser sagt S. 82: „Der vom Sarkolemma umschlossene Inhalt der quergestreiften Muskelfaser besteht zunächst aus zwei Teilen, aus dem Sarkoplasma und aus den Fibrillen (Säulchen, Meyer). Sarkoplasma entspricht einem histologischen Begriff; ich bezeichne damit die hyalin oder feinkörnig und stellenweise oft in ganz regelmäßiger Anordnung verdichtet erscheinende, die Kerne in verschiedener mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung in sich schließende Substanz, welche innerhalb des Sarkolemmas alle von den Fibrillen freigelassenen Räume ausfüllt. Durch die Bezeichnung, welche ich dieser Substanz gegeben habe, soll angedeutet werden, daß sie dem Protoplasma nahe steht, aber doch von demselben unterschieden werden muß."

Rollet faßt also unter dem Namen „Sarkoplasma" alles das zusammen, was wir als Zytoplasma bezeichnen mit Ausnahme der Nervenendplatten (also sowohl das normale wie metabole Zytoplasma, wahrscheinlich auch alle ergastischen Körner). Wir brauchen selbstverständlich den Namen Sarkoplasma nicht mehr, da, wenn wir von den Körnern und der Nervenplatte absehen, dieser Name nichts weiter bedeutet als das, was wir sonst überall Zytoplasma nennen. Ein besonderer Name für das Zytoplasma der Muskelzelle

darf ebensowenig gegeben werden, wie für das Zytoplasma anderer Zellen, denn jede Zelle hat ihr besonderes Zytoplasma.

Zu dem Zytoplasma müssen wir alles das rechnen, was mit Ausnahme der ergastischen Einschlüsse der alloplasmatischen Fibrillen und der Kerne innerhalb der Membran der Zelle, des Sarkolemmas, liegt. Es kann das normale oder mehr oder weniger metabolisierte Zytoplasma sein.

Die Menge des Zytoplasmas kann sehr verschieden sein. Sehr reichlich findet es sich vor allem bei embryonalen Muskelzellen, aber auch bei ausgewachsenen (Rollet [1888, Taf. VIII, Fig. 7]) (unsere Fig. 258) auch im Innern der kordikalen Zone der Skelettmuskeln der Insekten (Holmgren 1909, Fig. 14). (unsere Fig. 259). Auch unsere Figg. 257 und 266 geben über die Mengenverteilung des Zytoplasmas der Muskelzellen ein Bild. Muskeln mit reichlichem Zytoplasma bezeichnet Rollet (1889, S. 170) als trübe Muskeln.

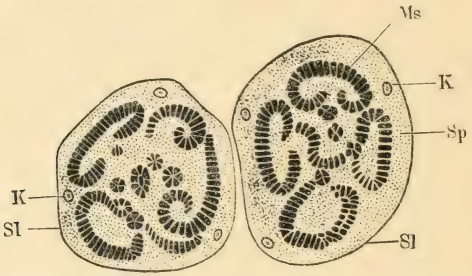


Fig. 258. Querschnitt durch die Flossenmuskelzelle des Seepferdchens. *Ms* Muskelsäulchen, *K* Kern, *Sp* Zytoplasma, *Sl* Sarkolemm nach Rollet (1888) aus Heidenhain (1911, Fig. 363.)

Das Zytoplasma füllt also wie gesagt alle Räume der Muskelzelle aus und liegt als unsichtbare Hautschicht der Zellmembran dicht an (vergl. Kap. X, 2e). Da, wie wir sehen werden (Kap. X, 2f), die ergastischen Körner nur in dem normalen Zytoplasma eingebettet liegen, und das metabolisierte Zytoplasma in das normale direkt übergeht, ist es selbstverständlich, daß das normale Zytoplasma in der Umgebung aller dieser Gebilde in entsprechenden Präparaten hervortreten muß. Auch die Kerne liegen vollständig in normalem Zytoplasma darin (s. unsere Fig. 258). Es ist niemals in genügend scharfer Weise betont worden, daß wir, wie bei jeder Zelle, normales Zytoplasma auch in der Muskelzelle vor uns haben, daß dieses Zytoplasma sämtliche Grundstrukturen auch in der Muskelzelle hervorruft und die normalen Lebensäußerungen an dieses Zytoplasma gebunden sind. So kommt es, daß, wie nochmals betont werden mag, normale Zellstrukturen, die natürlich überall gesehen worden sind, je nach den Darstellungsmethoden für spezifische Dinge gehalten und je nach den Ansichten eines Autors in dessen System eingeordnet wurden. Es ist selbstverständlich, daß sowohl normales wie metabolisiertes Zytoplasma mehr

oder weniger immer in irgendeiner Form bei wechselnden Methoden zur Darstellung gebracht werden kann. Ich will, um einen Neueren zu nennen, nur Holmgren erwähnen, z. B. die Verbindung der Q-Körner durch Längsfäden (1907, S. 614 u. Fig. 10) (unsere Abb. 270 C) die Oberflächenschicht des Säulchens (1907, S. 613; 1908, S. 196) (siehe auch z. B. Markus [1920, S. 411]), die sarkoplasmatischen Septen (1908, S. 196), die Trophospongiensysteme (1908 im Allg.) (s. S. 762). In allen diesen Fällen handelt es sich sicher um ein und dieselben Dinge, nämlich um normales, in Einzelfällen vielleicht um metabolisiertes Zytoplasma, das je nach Methode und Differenzierungsgrad zu den einen oder andern bevorzugten Sonderstrukturen in Beziehung gebracht wird. Wie das normale Zytoplasma im einzelnen in der Muskelzelle sich findet, ist im Kap. X. 2e an der Zelle der Flügelmuskeln der Hummel näher auseinandergesetzt worden.

Wie wir in Kap. IX näher dargelegt haben, tritt das Zytoplasma in bestimmten Umständen in metaboler Form als metabolisiertes Zytoplasma auf. Besonders auffällig treten die Säulchen hervor; da jedoch von ihnen in einem besonderen Abschnitt (S. 758) die Rede sein soll, wollen wir hier nur kurz erwähnen, daß ebenso wie bei den glatten Muskelzellen die Säulchen aus einer Grundmasse metabolisierten Zytoplasmas bestehen, in das die kontraktilen Fibrillen eingebettet liegen, und welches in regelmäßigen Abständen von einer Zwischenscheibe (Z) aus dichterem metabolisierten Zytoplasma durchquert ist. Wie schon erwähnt, ist an der Zellmembran eine äußerst zarte unsichtbare Schicht (Pfeffer'sche Hautschicht) anzunehmen. Ähnliche Schichten finden sich als Vakuolenwände an den die ergastischen Körner enthaltenden Vakuolen, höchstwahrscheinlich auch als Grenzschichten rings um die als Trophospongien zu bezeichnenden Kanäle (vergl. S. 761) im normalen Zytoplasma.

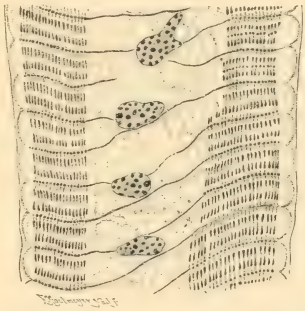


Fig. 259. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Dytyskus marginalis. Carnoy-Konservierung, Färbung Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Nach Holmgren (1908) aus Heidenhain (1911, Fig. 350.)

Von besonderer Bedeutung in der Muskelzelle sind metabolisierte Verbindungen der Säulchen untereinander und mit der Zellmembran, die seit ihrer Entdeckung das Interesse der Forscher sehr in Anspruch genommen und die mannigfachste Deutung erfahren haben. Wir müssen immer bedenken, daß es sich hier immer um Differenzierungen des Zytoplasmas handelt (siehe auch Holmgren [1910, S. 171]), welche die Farbstoffe etwas fester halten als das normale Zytoplasma (siehe unsere Fig. 259). Auch K. C. Schneider (1902, S. 813) sagt: „Zwischen den Quernetzen treten an den Fäden stark schwärzbare Streifen auf“. Wir bekommen

sie also nur zufällig zu Gesicht. Ferner ist zu beachten, daß die metabolen Zytoplasmamassen ihrer Natur nach labil und nicht immer in gleicher Weise vorhanden sein werden. So sagt Biedermann (1909, S. 166): „Keinesfalls bestehen solche Verbindungen immer und sicher nicht bei den Thoraxfibrillen der Insekten". Vorzüglich wird es sehr schwer zu entscheiden sein bei den ungleich großen und dicht stehenden Säulchen der Säuger, ob das metabole Zytoplasma als Haut oder als Fäden vorhanden ist. So hat erst E. Meigs (1905) an dünnen Längsschnitten von Froschmuskeln feststellen können, daß im Niveau der Z- (und auch M-)Streifen die „Fibrillen" tatsächlich in querer Richtung zusammenhängen. Nach unsern an einem bequemen Objekt gemachten Beobachtungen (s. Kap. X, 2e) und den Tatsachen, welche die glatte Muskelzelle und die Zellen der Insekten uns zeigen, ist es aber höchstwahrscheinlich, daß nirgends eine Membran existiert, sondern daß überall, also auch bei den Säugern, feine Fäden vorhanden sind, welche sich hauptsächlich in der Richtung von Z zu Z ausbreiten. In jedem Falle wird die Labilität des Zytoplasmas zu den sogenannten Noniusperioden Heidenhain's (1911, S. 615, 1919, S. 323) leicht führen können.

Der Z-Streifen der quergestreiften Muskelzelle (Krause'sche Grundmembran, Telophragma) wurde schon von Dobié (1849) geschildert, von Brücke (1858) abgebildet, von Amici (1859) genauer charakterisiert; Hensen (1859) erwähnt ihn, und Krause 1869 betont, daß er einer sich ausspannenden „Grundmembran" entspricht. Flögel 1872, Cajal 1888, McCallum 1887 gaben dasselbe an, auch Heidenhain (1899, S. 56—63).

Danach haben Marceau (1903), Renaud (1877), Prenant (1912), Schiefferdecker (1909), Enderlein (1900) E. Holmgren (1907 usw.), K. W. Zimmermann (1910) u. a. den kontinuierlichen Verlauf der Grundmembran anerkannt. Heidenhain betrachtet also Z als eine zusammenhängende Membran. Er meint, diese Membran bestände aus einer Partie, die durch das Zytoplasma strahlte, und einer die Säulchen durchziehenden Partie. Er sagt (1899, S. 63) z. B.: „Also die Quermembranen zerfallen in zweierlei Abschnitte: a) sie enthalten Körner, welche als Glieder zu den Fibrillen (Meyer: Säulchen) gehören (Zf.); diese Körner sind doppelbrechend (Brücke). b) der Rest kann eventuell im Sinne des alten Muskelschemas als eine Differenziation des Sarkoplasmas (Zs) auf der Höhe von (Zf) betrachtet werden." Aber 1911, S. 610 sagt er: „Die Telophragmen sind Membranen oder Häutchen von sich gleichbleibender Stärke (ca. 0,2 μ) ohne knotenartige Verdickungen im Körper der Fibrillen". Die Meinung, daß es sich bezüglich der Verbindungsglieder um Lamellen handelt, ist auch durch Abbildungen erläutert worden, z. B. Heidenhain 1911, Fig. 346 (unsere Fig. 260). Enderlein (1900, ganze Tafel), Holmgren (1908, Fig. 14) (unsere Fig. 259).

Zu letzter Figur, die aus Heidenhain (1911) stammt, ist zu bemerken, daß die Wiedergabe nicht genau dem Tafeldruck bei Holmgren entspricht. Die metabolen Fäden treten zu stark hervor, das normale Zytoplasma dagegen ist zu schwach und undeutlich. Aus keiner der Figuren ist jedoch klar ersichtlich, daß es sich wirklich um Membranen handelt.

Wir betrachten in Analogie mit der glatten Muskelzelle und nach den Untersuchungen von Dr. Janisch (siehe S. 729 dieses Buches) die Sache ganz anders. Schon K. C. Schneider (1902) sieht die fraglichen Verbindungen nicht als Membranen. Er sagt (S. 812) von Salamandra maculosa: „Man überzeugt sich durch Heben und Senken des Tubus, daß in Wirklichkeit Netze und keine Membranen vorliegen.“ Bei Branchipus (S. 464) kann er nicht entscheiden, ob es Membranen oder Fäden sind, darum behält er die Bezeichnung Membran bei.

Auch für uns handelt es sich nicht um eine vollständige Membran, sondern um Fäden, welche sich an die Säulchen, nicht an die Fibrillen ansetzen. Es sind die metabolisierten Zytoplasmafäden, die Enderlein (1900), Holmgren (1908, Fig. 14) (unsere Fig. 259) abbilden. Besonders auf dem Querschnitt durch die Muskelzelle treten sie deutlich als Fäden hervor (Fig. 249 auf S. 731) und bilden um die Säulchen sternförmige Figuren. Sie sind z. B. auch sichtbar bei Rollet (1885, I, Fig. 17e, 18A, 19A, 23), Thulin (1919) (unsere Fig. 263), Gutherz (1910, Taf. IV, Abb. 5), Markus (1920, Abb. 1). Auch bei Wirbeltieren (Fledermäusen) hat Rollet (1889, Fig. 1) die Fäden abgebildet. Trotzdem Heidenhain (1911) Z- und auch M-Streifen als Membran betrachtet, scheint er doch die Fäden gesehen zu haben. Er sagt S. 619: „Ich finde auf Querschnitten durch die Stammuskulatur von Triton- und Salamanderlarven, daß all die feinen Felderchen und Punkte, welche in ihrer Gesamtheit den Querschnitt der kontraktilen Substanz darstellen, durch sehr feine Fäden in der Art verbunden sind, daß dadurch jedes Querschnittselement einen sternförmigen Habitus gewinnt. Etwas Ähnliches sieht man auf dem Querschnitt der Herzmuskelfasern nach McCallum (Anat. Anzeiger, Bd. XIII, S. 614, Fig. 4).“ Es wäre ja möglich, daß statt der Fäden zeitweise auch einmal Membranen auftreten könnten, denn es handelt sich ja um metaboles Zytoplasma, jedoch scheint es mir sehr unwahrscheinlich zu sein.

Fig. 260. „Quergestreifter Muskel der Larve von Triton taeniatus, Sublimat, Vanadiumhämatoxylin. Die Fibrillen (Meyer-Säulchen) sind in ganzer Länge gleichartig gefärbt, die Quermembranen *Z* und *M* treten deutlich hervor. *Z* ist etwas dicker als *M*. Nach Heidenhain (1911), Fig. 346.

Auf der Membran der Muskelzelle liegt, wie wir wissen, das Zytoplasma, wie schon bei den Pflanzenzellen, verhältnismäßig fest auf. Die unsichtbare Hautschicht adhäriert der ergastischen Membran (Sarkolemm) sehr stark, und von dieser Hautschicht aus gehen wahrscheinlich die Fäden metabolisierten Zytoplasmas aus und strahlen nach dem Z-Streifen der Säulchen hin.

Daß die Fäden (die Z- oder Grundmembran der Autoren) mit dieser Hautschicht (d. h. in der Ausdrucksweise der Autoren: mit

dem Sarkolemm) fester zusammenhängen, ist eine jetzt wohl allgemein anerkannte Tatsache. Die allgemeine Frage des Zusammenhanges hat schon Amici (1859) erkannt, auch die Vorwölbung des Sarkolemms bei der Kontraktion ist schon von ihm gesehen worden. Siehe die Abbildung bei Heidenhain (1911, Fig. 344): Muskelfaser der Fliege nach Amici. Angaben darüber finden sich z. B. bei Rollet (1885, Fig. 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 und 1886, S. 60, Fig. 20). Engelmann (1873, S. 47), Renaud (1877, S. 994), Heidenhain (1899, S. 63), K. C. Schneider (1902, S. 812), Marceau (1903, S. 265), Palczewska bei K. W. Zimmermann (1910, S. 92), Ponomarewa (1912, S. 141), Heidenhein (1911, S. 540 u. 613), Holmgren (1910, S. 190), N. Svartz (1914, S. 539), Häggqvist (1920, S. 71 u. 273). Wir betrachten also die „Z-Membran" als bestehend aus 1. Fäden von metabolisiertem Zytoplasma, wie wir sie bei der glatten Muskulatur gesehen haben, und wie Dr. Janisch sie bei der quergestreiften Muskulatur von der Hummel nachgewiesen hat. Diese strahlen vom Zytoplasmabelag, genauer von der Hautschicht, der Zellmembran nach dem Säulchen durch das normale Zytoplasma hindurch, von dem sie nur ein Teil sind. Auch von Säulchen zu Säulchen ziehen sich die Fäden in gleicher Weise; 2. in den Säulchen selbst, die aus Muskelfibrillen und metabolisiertem Zytoplasma bestehen, finden sie ihre Fortsetzung in dem die Querstreifen Z der Muskelfibrillen verbindenden stärker metabolisierten Teilen des zwischen den Fibrillen liegenden metabolen Zytoplasmas. Also besteht die sogenannte Z-Membran nach unserer Anschauung aus den metabolisierten Zytoplasmafäden und der zwischen den Fibrillen liegenden stark metabolisierten Scheibe metabolen Zytoplasmas in den Säulchen.

Über die Natur des ganzen „Z-Streifens" äußert sich Heidenhain (1911, S. 621): „Wir unsererseits glauben das richtige zu treffen, wenn wir den Inophragmen zwar eine sehr vollkommene Elastizität, aber zugleich auch eine außerordentliche Dehnbarkeit zuschreiben." Schon (1899, S. 55) hält er den Streifen Z für „eine weiche, protoplasmatische und als solche auch leicht dehnbare Masse". Häggqvist (1920, S. 71, 273), der ihnen ebenso wie Heidenhain eine mechanische Funktion zuspricht, hält sie für Kollagen. Holmgren (1907, 1908, 1910, 1913) hält sie für Plasmophoren und bezeichnet sie (1910, S. 281) als von außerordentlich weicher, halbflüssiger Konstitution. Für uns bestehen sie also aus metabolisiertem Zytoplasma und sind, wie wir im Kap. X, 2g sehen werden, Reizleitungswege.

Als zweiter direkter Zusammenhang des Zytoplasmas mit den Säulchen würden weit zartere Fäden von metabolisiertem Zytoplasma zu betrachten sein, welche von dem peripheren Zytoplasma zu dem M-Streifen hinziehen, aber zu leicht reißen, um den Zusammenhang mit den Säulchen zu zeigen. Holmgren (1907 S. 613) sagt: „Außer von der Existenz der Grundmembranen kann man sich auch von der Anwesenheit dünnerer Mittelmembranen leicht überzeugen." Auch Heidenhain (1911 S. 619) hat ihn bei Triton gefunden (siehe auch Heidenhain 1899 S. 64ff).

Dieser weist auch auf die Verwechselungen vieler Autoren mit anderen Dingen hin. Danach scheint es möglich, daß eine

solche zweite Verbindung existiert, jedoch sind die Angaben darüber noch nicht sicher genug, um Bestimmtes aussagen zu können. Zweifelnd spricht sich auch K. C. Schneider (1902) aus. Es sagt von der M-Membran S. 811: „Keinesfalls ist es, wie Heidenhain will, mit Z zu vergleichen, sondern ein integrierender Bestandteil von A (gesamte anisotrope Substanz). Bestünde Heidenhain's Bedeutung zu recht, so müßte eine Beziehung vom M zum Myolemm nachweisbar sein." Vielleicht liegen auch Verwechselungen mit normalem Zytoplasma vor, das natürlich bei M ebenso wie überall an das Säulchen herantritt. Janisch (S. 737 dieses Buches) hat jedenfalls bei der Hummel metabolisierte Fäden bei M nicht finden können. Auch innerhalb des gequollenen Säulchens (Fig. 250) zeigt sich zwischen den Fibrillen nichts, was auf metabolisierte Querscheiben hindeuten möchte. Andere Querverbindungen wie die „Cajal'schen Membranen", die auch Holmgren (1913 S. 237) erwähnt, welche bei I oder Q liegen sollen (Heidenhain 1899 S. 66) sind vielleicht bestimmt, auf Verwechselungen mit normalen Zytoplasmas zurückzuführen.

Die Nervenendplatte.

Wie wir schon gesagt haben, liegen die letzten Nervenendschlingen innerhalb der Zellenmembran der Muskelzelle, „hypolemmal" Boeke (1909 S. 215). Sie durchdringen also als nackte Nervenfibrillen das Sarkolemm und liegen mit ihren Enden im Zytoplasma der Muskelzelle, das an dieser Stelle besondere Dichteverhältnisse aufweist und darum metabol ist, wie Boeke (1909 Fig. 24, unsere Fig. 261) es durch dunklere Tönung darstellt (siehe auch Regaud-Favre 1904/05).

Dieser Teil des Zytoplasmas wird als Doyère'scher Hügel, Nervenendplatte oder Plattensohle bezeichnet. Daß sie tatsächlich ein Teil des Muskelzytoplasmas ist, geht aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Boekes (1909 S. 197) hervor. Es zeigt sich, daß in dem Stadium, wo sich die Muskelfasern aus den Syncytien der myotomalen Muskelplatte bilden, wohl Nervenfibrillen in die junge Muskelzelle bereits eingedrungen, Endplatten aber noch nicht ausgebildet sind. Erst später differenziert sich das Zytoplasma an dieser Stelle. Auch Heidenhain (1911) sagt S. 902: „Die Nervenenden liegen unterhalb des Sarkolemms auf oder innerhalb der kernhaltigen Plattensohle, welche ihrerseits dem Sarkoplasma zugerechnet werden muß."

Auch Gurwitsch (1913 S. 312) und Boehm (1920 S. 245) äußert sich in ähnlichem Sinne.

Die Nervenendorgane sind zuerst von Doyère entdeckt worden. Von der nachfolgenden Literatur wollen wir nur folgende anführen: Rollet (1885 u. 1892), Dogiel (1890), Retzius (1892), v. Bardeleben (1899), Perroncito (1901 u. 1902), Cajal (1904), Tillo (1907), Boeke (1909), Agduhr (1916 u. 1920).

Über die Verteilung der Nervenendplatten sagt Dogiel (1890, S. 315) vom Frosch, daß jeder Muskelfaser ein, zwei oder drei Nervenapparate besitzt und Agduhr (1916 S. 9) von den Wirbel-

tieren, „daß ein und dieselbe quergestreifte Muskelfaser wenigstens eine motorische Endplatte hat, und daß sie auch mehere haben haben kann. Heidenhain (1911 S. 671) gibt 2—6 für den M-sartorius des Frosches an. Von den Insekten sagt Rollet (1892 S. 217): „Die Entfernung der Doyère'schen Hügel voneinander beträgt 0,25 mm (im Mittel). Es kommen also auf die Länge von 1 mm der Muskelfaser 4 Doyère'sche Hügel."

Bei Retzius (1892, Taf. XVI, Fig. 3) erstreckt sich das Gebiet der Nervenendigung bei Proteus über ein Gebiet von 47 Muskelfächern. An der Stelle des Nervenhügels sind sehr häufig zahlreiche Kerne zu finden, jedoch ist, wie Rollet (1885 I, S. 108) schreibt, ihr Vorkommen hier großen Variationen unterworfen. Er sagt: „Sie kommen einmal an dieser Stelle so dicht gedrängt vor, wie nicht leicht an einer anderen Stelle der Muskelfasern." „In anderen Fällen kommen viel weniger oder nur vereinzelt solche Kerne unter dem Nervenhügel vor, ja oft ist keiner dort zu sehen."

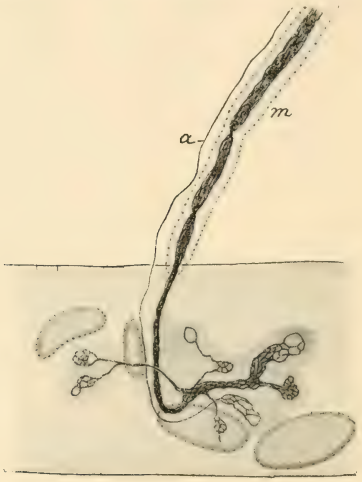


Fig. 261. „Motorische Platte aus der Rückenmuskulatur einer erwachsenen Lacerta agilis", *a* akzessorische marklose Faser. Nach Boeke (1909, Fig. 24) aus Heidenhain (1911, Fig. 563.)

Wie schon bemerkt, ist der Nervenhügel Zytoplasma. Es spricht dafür z. B. Thanhoffers (1876) Beobachtung, daß „die kernige innere Lamelle" sich kontinuierlich unter dem Nervenhügel fortsetzt, wie auch Bremer (1882, S. 165) feststellte. Rollet (1885, I, S. 108) sagt auch, daß die „fibrillenfreie Sarkoplasmaschichte" unmittelbar in die Substanz des Nervenhügels übergeht und S. 83: „Das Sarkoplasma geht ohne Unterbrechung über in die nerventragende Substanz der Nervenhügel der zu dem Muskelfasern zutretenden motorischen Nerven". Die Bildung von Vakuolen im Nervenhügel, die Rollet (1885, I, in Fig. 9) abbildet, sind wahrscheinlich nur Kunstprodukte, da die Untersuchungen alle am fixierten Material gemacht wurden. Ebenso verhält es sich mit den Vakuolen, die sich manchmal im Zytoplasma unter den Nervenhügeln zeigen (Rollet, 1885, I, Fig. 9, 10). Das Zytoplasma des Nervenhügels kann metabole Veränderungen eingehen. Es ist ja von vorneherein selbstverständlich, daß das normale Zytoplasma der Muskelzelle auch mit dem metabolen Zytoplasma des Nervenhügels unmittelbar zusammenhängt und beide in einander übergehen. Wie schon von Engelmann (1873, S. 47) festgestellt wurde, stehen

die metabolen Fäden des Z-Streifens in direktem Zusammenhang mit der Nervenendplatte. Weiter beschrieb diese Tatsache dann Thanhoffer (1876) und Föttinger (1880, S. 319). Auch Rollet (1885, I, S. 108) stellt diesen Zusammenhang fest (Taf. II. Fig. 8, 9, 10). Von neueren Arbeiten ist hier besonders Boeke (1909) zu erwähnen. Boeke fand (1909, S. 217), daß außer den bekannten Endschlingen der Nervenfibrillen noch ein „im Sarkoplasma liegendes" zartes braunrot gefärbtes (Silbermethode nach Bielschowsky) „perimerminales Netzwerk" anschließt, „welches seinerseits aus der Sarkoplasmaanhäufung der Sohlenplatte heraustritt und bisweilen noch eine Strecke weit als äußerst zartes Netzwerk zwischen den Muskelfibrillen zu verfolgen ist" (vgl. unsere Abb. 262).

In diesem Netzwerk sehen wir Fäden aus metabolisiertem Zytoplasma, das mit den oben besprochenen metabolisierten Fäden der Z-Streifen in direkter Verbindung steht. Das Boeke'sche perimerminale Netzwerk schließt sich also einerseits an die Nervenfibrillen an, andererseits geht es in das übrige Fädensystem der Muskelzelle über, und damit ist die leitende Verbindung von Nervenfibrille zu Muskelfibrille geschaffen. (Weiteres siehe das physiologische Kapitel).

Fig. 262. Endnetzchen einer motorischen Platte aus der Fledermauszunge. Vergr. 2600. Nach Boeke (1909, Fig. 37.)

Bemerkenswert ist noch, daß das Vorkommen einer Plattensohle, die von Bremer (1882, S. 185) und Kühne (1887, S. 66) an den Froschmuskeln gefunden worden war, von den meisten Autoren für den Frosch bestritten wird (Boehm 1920, S. 245). Wir sind jedoch der Überzeugung, daß sich in den fraglichen Fällen bei spezieller Untersuchung metaboles Zytoplasma auch hier wird auffinden lassen.

Die Kerne.

Die quergestreifte Muskelzelle ist, wie schon gesagt, mehrkernig, also ein Polyplast. Die Lage der Kerne ist sehr mannigfach. Von den Käfern sagt Rollet (1885, I, S. 30 ff.), daß die Kerne meist in der Mitte der Zelle in einer Reihe übereinander oder auch zu mehreren Reihen exzentrisch liegen. Am Rande der Muskelfaser liegende Kerne sind äußerst selten. Die Kernstränge können länger oder kürzer sein, zumeist aber durchsetzen sie den ganzen Muskel der Länge nach. Die Reihen laufen nicht genau parallel der Muskelfaser, sondern zeigen oft einen geschwungenen Verlauf. Über die verschiedenen Arten des Vorkommens der Kerne gibt Rollet auf S. 35 eine systematische Übersicht von den Käfern. Bei den übrigen Insekten finden sich ähnliche Verhältnisse. Bei den Wirbeltieren liegen die Kerne entweder im Innern der Zelle

zerstreut oder auch in Reihen in der Mitte oder exzentrisch oder am Rande (z. B. Rollet 1889, S. 175) (Schneider 1902, S. 809). Palczewska gibt bei K. W. Zimmermann (1910, S. 90) in Fig. 17 verschiedene Lagerungsarten bei der Herzmuskulatur.

Die Kerne sind von mehr oder weniger langgestreckter ovaler Form und liegen, wie schon betont, lediglich im normalen Zytoplasma. Daß die Kerne von Zytoplasma umgeben sind, ist schon von Rollet (1885, I, S. 119) betont, wohl allgemein anerkannt. Daß in diesem die Kerne umhüllenden Zytoplasma auch metabole Fäden auftreten können, ist selbstverständlich (vgl. unsere Fig. 259). Diese in der Nähe der Kerne oder auch über sie hinweg laufenden Fäden sind der Anlaß für mancherlei Angaben gewesen. So sagt Holmgren (1907, S. 613), daß Falten der Kernmembran in intimster Beziehung zu den quergestellten Membranellen stehen, und (1910, S. 263), daß die Kerne stachlige Vorsprünge zeigen, die in die Grundmembranen überlaufen. Auch Palczewska bei K. W. Zimmermann (1910, S. 89 ff.) findet feine Zacken, die mit den Z- und M-Membranen korrespondieren (ebenso Hürthle 1909, S. 147) und führt sie auf Leisten der Kernmembran mit rauher Oberfläche zurück. Wir schließen aus diesen Gebilden entweder, daß die Kerne direkt an metabolisierte Fäden stoßen können oder auch, daß Fäden metabolisierten Zytoplasmas in unmittelbarer Nähe des Kerns, aber noch innerhalb normalen Zytoplasmas hinlaufen.

Die Säulchen.

Es ist bereits an mehreren Stellen dieses Buches ausgesprochen worden, welche morphologischen Bestandteile der Muskelzelle wir als Säulchen und welche wir als Fibrillen bezeichnen müssen. Für die heutige Auffassung ist wohl in erster Linie M. Heidenhains Buch „Plasma und Zelle“ (1911) von grundlegender Bedeutung gewesen, der keine Muskelfibrille in unserm Sinne anerkennt. Er sagt z. B. S. 578: „Wir sind nämlich in den meisten Fällen nicht in der Lage, eine genaue Unterscheidung zwischen Elementarfibrillen und Fibrillenbündeln oder Muskelsäulchen zu machen.“ „Inzwischen aber, beim Studium der Literatur und der Objekte, stört der Mangel einer sicheren Namengebung: was der eine hier Fibrillen, dort Säulchen nennt, nennt der andere umgekehrt usw.“ „Einstweilen mag der Hinweis genügen, daß, wenn man bei Wirbeltieren von Fibrillen reden will im Gegensatz zu Säulchen jene auf keinen Fall mehr im Durchmesser halten dürfen als 0,5 μ. Daher sind sämtliche „Fibrillen“ der älteren Literatur bis gegen den Ausgang der 70er Jahre Fibrillenbündel oder Säulchen, wie die verbesserten Hilfsmittel der neueren Zeit gezeigt haben. Um nun mit der Nomenklatur nicht in Ungelegenheiten zu kommen, brauchen wir, besonders beim Zitieren, einstweilen das Wort „Fibrille“ als Generalausdruck für feinste faserförmige Bestandteile (Meyer: also für Säulchen), welche bei sorgsamen Untersuchungen von den verschiedenen Autoren als weiterhin unzerlegbare faserförmige Bestandteile der Struktur ausgesondert wurden.“ Heidenhain sieht in der Muskelfibrille nur einen Ausdruck seiner

Protomerenstruktur z. B. (S. 656), denkt sich also den Bau des Muskelsäulchens ganz anders als wir.

Wie für die glatte, gilt für uns auch für die quergestreifte Muskulatur, daß ein Säulchen jedes im Querschnitt scharf begrenztes Gebilde ist, welches tatsächlich aus durch metaboles Zytoplasma zusammengehaltenen Fibrillen besteht. Außer aus den Fibrillen (vgl. darüber Kap. X, 2d) besteht also unser Säulchen aus Zytoplasma, welches zwischen den Fibrillen liegt und dieselben um-

Fig. 263. „Querschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von Hydrophilus piceus. Mikrophotographie. Eisenhämatoxylin.“ Nach I. Thulin (1909) aus Heidenhain (1911, Fig. 321).

schließt. Das Zytoplasma ist in der Höhe des Z-Streifens der Fibrillen besonders dicht und fest und schwer quellbar, ebenso wie der Z-Streifen der Fibrillen. In der Partie in Höhe J + Q ist es sicher quellbarer, so daß bei der Quellung in Wasser die Fibrillen besser hervortreten. Es ist selbstverständlich, daß beim Trocknen der Z-Streifen des Säulchens nicht so stark zusammenschnurrt wie die J + Q des Säulchens. Die Querschnittsform des Säulchens ist äußerst wechselnd.

Wir finden einmal isodiametische rundliche Säulchen (unsere Fig. 263), andermal Säulchen von sehr verschiedenem Querschnitt,

polygonal eckige oder länglich ovale Formen (Abb. 264), vielfach von ganz unregelmäßiger Gestalt. Andererseits sind die Säulchen im Querschnitt bandartig lang (Abb. 265, 266), oder stellen eine V- oder Y-förmige Figur vor (Abb. 263).

Die Lage der Säulchen innerhalb der Muskelzelle ist ebenfalls verschieden. Den einfachsten Typ

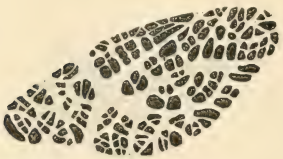


Fig. 264. Querschnitt durch einen Teil des Primitivbündels von Sphinx Euphorbiae (Raupe). Eisenhämatoxylin. „Die schwarzen Flächenelemente entsprechen derben fibrillären Elementen (Säulchen). Letztere sind dem Kaliber nach überaus ungleich: die kleinsten unter ihnen dürften ca. 0,3 μ messen. Nach HEIDENHAIN (1911, Fig. 331).

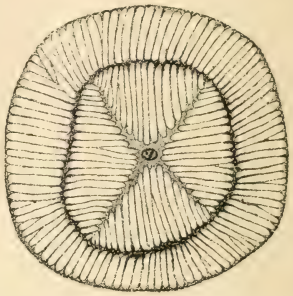


Fig. 265. Querschnitt einer vergoldeten Muskelfaser von Musca vomitoria. Die hellen, radial gestellten Felder sind die Querschnitte bandartiger Muskelsäulchen. Nach ROLLET (1888) aus HEIDENHAIN (1911, Fig. 328).

stellen die randlich angeordneten, in einem Kreise stehenden Säulchen vor, wie es vor allem bei Embryonen der Wirbeltiere, (MARCEAU 1903), aber auch bei Wirbellosen im ausgewachsenen Zustand sehr häufig vorkommt (unsere Abb. 267).

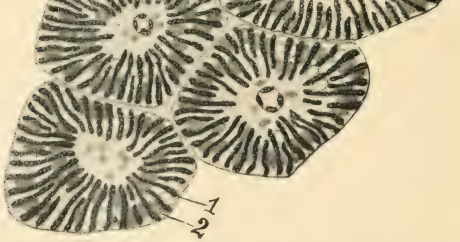


Fig. 266. „Querschnitt der Flügelmuskelfaser einer Libelle. Vergr. 1500. Eisenhämatoxylin." Nach E. HOLMGREN (1908) aus HEIDENHAIN (1911, Fig. 320). Periphere Lage nicht sehr ausgeprägt.

Die Säulchen können aber auch im Zytoplasma der Muskelzelle gleichmäßig verstreut liegen (unsere Abb. 263), mitunter durch ungleich breite Bahnen von Zytoplasma in verschieden große Bezirke eingeteilt (beide = COHNHEIM'sche Felderung). Es ist fraglich,

ob die Schachtelsysteme Heidemhain's (1911, S. 591) nur durch Teilung von Säulchen entstehen, oder ob nicht auch eine Neubildung von Fibrillen in unserm Sinne stattfinden und damit eine Neubildung von Säulchen vor sich gehen kann (vgl. auch Heidenhain (1911, S. 583).

Der Querdurchmesser der Säulchen kann sehr verschieden groß sein, auch bei einem Objekt innerhalb desselben Schnittes, wie unsere Fig. 264 zeigt. Ich will nur einige Beispiele anführen. Heidenhain (1911, S. 580) maß die kleinsten Säulchen bei der Larve von Triton zu 0,2 μ an Längsschnitten, die im Querschnitt denen der Fig. 325 bei Heidenhain (1911) entsprechen dürften. Marceau 1903 fand die Säulchen der Herzmuskeln der Wirbeltiere fast einheitlich zu 0,45 μ, jedoch auch kleiner bis 0,3 μ. von Ebner (1918, S. 108) maß die Flügelmuskelsäulchen der Insekten zu 1,5 bis 0,2 μ, Janisch die isodiametrischen der Hummel zu 1,56 μ in kontrahiertem Zustande.

Fig. 267. Querschnitte der Herzmuskelfasern der Ringelnattern (*E*) und vom Truthahn (*A*), Huhn 3 jährig (*B*), Gans (*C*), Mauersegler (*D*). Bei *A* und *D* reine Randstellung der Säulchen (wie bei embryonalen Muskelzellen), bei *B*, *C*, *D* liegen mehrere Säulchen hintereinander, aber randlich. Nach Marceau (1903) aus Heidenhain (1911, Fig. 323.)

Die Trophospongien.

Holmgren (1908) findet bei den Arthropoden und Vertebraten, indem er zuerst mit seiner Trichloressigsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode arbeitete, dann aber unter Berücksichtigung der Arbeiten von Cajal (1890) und Veratti (1902) die Golgi'sche Chromsilbermethode anwandte, in der Muskelzelle Gebilde, die er seinen Trophospongien (1902) unterordnet und sie als solche bezeichnet. Die Trophospongien der Muskelzelle bilden bei vielen Insekten die direkte Fortsetzung von Tracheenzweigen, wie Cajal richtig annahm, aber Veratti nicht bestätigen konnte. Die Tracheenzweige gehen bis an die Muskelzelle heran und haben hier den normalen Bau, besitzen also einen Spiralfaden. S. 191 sagt er: „Die Tra-

cheen, welche die einzelnen Muskelfasern versehen, lösen sich in feine Röhrchen auf, die sich spiralig um die Fasern herumwinden, dabei sehr oft anfangs faszikelweise zusammenlaufend. Diese die Fasern umspinnenden Tracheenröhrchen . . . liegen in dem Sarkolemma eingebettet (vergl. Taf. XVI, Fig. 43/44)." Eine besondere Rolle scheinen bei den Tracheenenden die Tracheenendzellen zu spielen, die Holmgren zum ersten Male bei den Muskelfasern findet (Raupe von Bombyx Quercus, S. 203, Locusta, S. 204) S. 205 sagt er „es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß die hier aufgefundene Verbindung der extra mit den intrazellulären Tracheen durch tracheale Endzellen in der Tat ein allgemeines strukturelles Prinzip ist, obwohl sie infolge spezieller Gründe an den oben behandelten Insektenordnungen nicht mit derselben auffallenden Deutlichkeit demonstrierbar ist". An dem freien Rande der Mus-

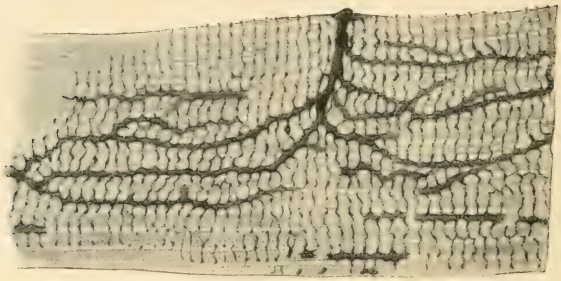


Fig. 268. Längsschnitt durch eine mit Chromsilber imprägnierte Flügelmuskelzelle von Dytiscus mit dem Trophospongiensystem. Nach Holmgren (1907). Aus Heidenhain (1911, Fig. 374).

kelzelle geben die Tracheenzweige gröbere und feinere Zweige ab, die transversal in die Zelle eindringen. Man sieht bei Bombus, Flügelmuskeln und Skelettmuskeln (S. 189, 191), Tenthridiniden (S. 194), Asilus Flügelmuskeln (S. 197), Musca vomitoria (S. 198), Haematopota (S. 199), Zygaena (S. 202), Raupe von Bombyx quercus (S. 203), Locusta (S. 205). Tracheenzweige durch das Sarkolemm dringen, mit dem die Tracheen häufig sich eng verbinden, dort, als bei Asilus forcipula (S. 196 und Fig. 10) noch mit Spiralfaden versehen, allermeist aber nur mit Kutikula versehene Röhren noch ein Stück hinlaufen, entweder nur horizontal oder auch sich verästelnd oder vertikal umbiegend. In anderen Fällen (Asilus, S. 198), Locusta (S. 206) dringen keine mit Kutikula versehene Tracheen in die Muskelzelle ein, sondern diese endigen im Sarkolemm. An die noch Kutikula zeigenden Fortsetzungen oder an die im Sarkolemm liegenden Tracheenendigungen schließen sich die Trophospongien direkt an (siehe unsere Fig. 268). Diese treten als feine dunkle (chromsilbrige) Streifen hervor, die sich in der Zelle zu einem Netz verbinden, welches die Säulchen einfach umspinnt oder auch durch vertikale oder schräge Fäden verbunden (S. 191, 197, 202) mehr-

fach sein kann. Dies kutikulafreie sehr feine Netz zeigt folgende Verschiedenheiten. Es liegt in Höhe des Hensen'schen Streifens in der Regel bei den Flügelmuskeln (z. B. Hymenopteren: Bombus [S. 188], Tenthridiniden [S. 194], Dipteren: Asilus [S. 197], Musca vomitoria [S. 199], Hämatopota [S. 199], Lepidopteren: Zygaena [S. 201], Argynnis [S. 202]). Zu beiden Seiten der „Grundmembran" Holmgrens, d. h. also Z, nach beiden J übergreifend, in der Regel bei Skelettmuskelfasern (z. B. Bombus [S. 191], Larve von Cimbex [S. 194], Flügelmuskeln von Locusta [S. 206]) und zeigt bei vielen Dipteren (S. 195 und auch 1913, S. 240), von Lepidopteren z. B. bei der Raupe von Bombyx quercus (S. 203) keine bestimmte Anordnung und Lagerung. Außerdem ist das Bild bei verschiedenen Aktivitätszuständen der Muskelzelle ein anderes, z. B. sagt Holmgren (S. 206) von den Flügelmuskeln von Locusta: „An kontrahierten Muskelfasern haben die trachealen Endnetze äußerlich ihren paarigen Charakter verloren, was wohl auch hier — wie bei den gewöhnlichen Thorakalmuskeln — infolge einer Verschiebung der Netze vis-à-vis der Säulchen zustande kommt." Das Zusammenfließen dürfte nur scheinbar sein (Meyer).

Holmgren hält die Trophospongien für massive, protoplasmatische Fäden. Er sagt z. B. S. 197: „Aus dem Protoplasma dieser noch eine Kutikula tragenden Fäden, sowie auch aus den oben erwähnten protoplasmatischen Verbindungsblättern und überhaupt aus den protoplasmatischen Bedeckungen der Tracheenzweige der Muskelfasern gehen die äußerst feinfädigen und auch sehr dichtmaschigen trachealen Endnetze (die Trophospongien) hervor." Diese Fäden können nun nach Holmgren verflüssigt werden. Er sagt: (S. 233 Anmerkung): „Meine Trophospongienlehre lautet so, daß größere oder kleinere Teile eines ursprünglich durchaus protoplasmatischen Fadennetzes verflüssigt werden und dadurch in kanälchenartige Gebilde umgestaltet werden können."

Ebenso wie Cajal (1890) annimmt, sieht man meiner Meinung nach, nur die Chromsilberausfüllungen normalen Zytoplasmas als Trophospongien. Holmgren's Trophospongien sind also Kanäle im normalen Zytoplasma, welche mit Chromsilber ausgefüllt sind. Sie werden bei Ausstreckung und Kontraktion der Muskelzelle offen sein, da ja, wie wir sahen, das Volumen der Muskelzelle bei Kontraktion nicht geändert wird. Vielleicht ist das die Kanäle begrenzende Zytoplasma metabolisiert und äußerst dünn. Holmgren ist auch der Meinung, wie vorher gesagt, daß die Gebilde, welche noch als Tracheenendigungen erkannt werden können, in die Muskelzelle hineingewachsen sind, während ich nach Analogie mit anderen Zellen schließe, daß alles, was innerhalb der Muskelzelle liegt, auch ein Produkt des normalen Zytoplasmas dieser Zelle ist.

Bei den Muskelzellen der Wirbeltiere beobachtet Holmgren ganz ähnliche Verhältnisse (er spricht nur von den weißen Muskeln). Die Muskelzellen treten hier in innige Beziehung zu den Blutgefäßen, indem sie entweder direkt herantreten oder durch multipolare Zellen („Clasmotocyten"), deren Fortsätze sich dicht an die Blutgefäße und das Sarkolemm anlegen (S. 226) mit ihnen verbunden sind (Taf. XIX, Fig. 89 u. Taf. XX, ferner S. 224, 231).

Auch die Trophospongien treten direkt bis an das Sarkolemm, so daß eine innige Verbindung zwischen den Trophospongien und dem herantretenden Sauerstoff, der durch das dünne Sarkolemm hindurchdiffundiert, hergestellt ist. Im Gegensatz zu den Insekten, wo die Trophospongien offen mit den Tracheenröhrchen verbunden sind, ist also bei den Vertebraten (und auch bei den Crustaceen) das Trophospongiensystem nach außen durch das Sarkolemm geschlossen. So sagt auch Arnold (1914, S. 625): „Ein kontinuierlicher Zusammenhang dieses Netzes mit dem das Sarkolemma außen umspannenden (Trophospongienlehre) ist nicht nachzuweisen.“ Über den Bau der Trophospongien der Herzmuskeln der Wirbeltiere sagt Holmgren (S. 230): „Die Herzmuskelfasern werden also von transversal angeordneten binnenzelligen Fadennetzen durchsetzt, die in betreff ihrer Orientierung den Grundmembranen entsprechen. Sehr allgemein werden die verschiedenen Netze durch längslaufende Fäden miteinander direkt verbunden . . .“ „Diese Fädchen können an manchen Stellen zu mehreren benachbarten Netzen in Beziehung treten. Bei vollständigerer Färbung findet man, daß die einzelnen Netze aus dem Sarkolemma hervorgehen, und daß sie mit demselben in innigster Verbindung stehen (Taf. XX, Fig. 93—102). Bei erwachsenen Tieren sind sämtliche Fädchen des Fadennetzes der Muskelfasern von derselben Dicke. Von binnenzelligen Fadennetzen gibt es bei diesen Tieren nur Terminalnetze. Bei jüngeren Tieren dagegen kann man auch gröbere Fädchen aus dem Sarkolemma her in die Muskelfasern hineindringen sehen, die sich verzweigen, um mit ihren Endzweigen in die Terminalnetze direkt überzugehen.“

Ähnliche Strukturen hat auch Nyström (1897) nach der Chromsilbermethode erhalten. Ihm gelang es auch, die Trophospongien mit Tusche zu injizieren, eine Tatsache, die in der Tat auf Kanäle schließen läßt, wie wir es ja auch oben (S. 736) gesagt haben. Holmgren will dies entsprechend seiner Trophospongienlehre so auffassen, wie er S. 235 sagt: „Weil man Röhrchen, nicht aber Fädchen injizieren kann, so scheint mir aus den Nyström'schen Studien der Schluß gezogen werden zu müssen, daß die Trophospongien der Herzmuskelfasern mehr oder weniger reichlich verflüssigt werden und damit in Kanälchen übergehen können“.

Wenn man diese Tatsachen mit dem zusammenhält, was man von den Insektenmuskeln weiß, so kann man deren Morphologie (und auch die der Crustaceen [Holmgren S. 214]) genau so auffassen, wie die der Insektenmuskeln. Bezüglich der Funktion der Trophospongien verweise ich auf das im physiologischen Abschnitt gesagte.

Die ergastischen Einschlüsse der Muskelzelle.

Daß sichtbare ergastische Einschlüsse (vergl. S. 34 ds. Buches) der Muskelzellen der Arthropoden und Vertebraten vorkommen, ist schon lange bekannt. Es ist wichtig, daß wir betonen, daß sie nur in dem normalen Zytoplasma der Muskelzelle liegen, weder im metabolisierten Zytoplasma noch in den Kernen. Dies ist bis-

her niemals betont worden, aber es sprechen sowohl die Erfahrungen, die man selbst macht, als auch die Angaben der Literatur, durchaus dafür, daß es so ist, wie wir von vornherein annehmen müssen. Ich will hier nur die Angaben von Retzius (1890) anführen, der an fixiertem Material (S. 77, 80, 81, 83, 86) Fäden sieht, in denen die Körner aufgehängt sind; diese Fäden sind z. B. solches Zytoplasma. Auch mannigfache Angaben Holmgrens (1908, 1910 im allgemeinen) deuten durchaus darauf hin.

Es sind bis jetzt vor allem über Fett, Glykogen und Eiweißkörner Angaben gemacht worden, aber alle, vorzüglich die über Fett, sind sehr ungenügend, und es ist im allgemeinen auf diesem Gebiete noch sehr viel zu arbeiten, was zur Klärung der physiologischen Chemie der Muskelzelle beitragen könnte.

Was zuerst das Glykogen anlangt, so sagt Arnold, der vor allem die Färbung nach Best (vergl. S. 267 ds. Buches) benutzt hat (1914, S. 251): „Enthalten die Muskelfasern wenig Glykogen, so finden sich über diese zerstreut bald vereinzelte, bald zahlreichere Granula, welche im wesentlichen in der Längsrichtung aufgestellt sind und den longitudinalen Intercolumnarräumen entsprechen (Taf. III, Fig. 110 bis 116); doch ist die Entscheidung in dieser Hinsicht manchmal schwieriger, als man erwarten sollte. Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 115 u. 116) erhält man den Eindruck, als ob die Granula hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich in den zwischen den Cohnheim'schen Feldern angeordneten Intercolumnarräumen enthalten wären. Die Kerne fand ich stets glykogenfrei, dagegen in ihrer Umgebung, namentlich in der Richtung ihrer Pole Glykogengranula in wechselnder Zahl. Solche Bilder bieten eine weitgehende Übereinstimmung mit den Granulabildern bei intravitaler Zufuhr von Indigkarmin, Methylenblau und Neutralrot dar. Ist der Glykogengehalt der Muskelfaser größer, dann enthalten die intercolumnären Räume Reihen von Glykogengranula, welche teils durch ungefärbte, teils durch gefärbte Fäden verbunden werden (Taf. III, Fig. 110 bis 116). An Querschnitten erscheinen die Spalten zwischen den Muskelfeldern mit solchen Granula erfüllt, welche sehr oft durch Ausläufer untereinander in Beziehung stehen und netzförmig angeordnet sind. Wird die Zahl der intercolumnären Granula größer, dann geht die regelmäßige Anordnung in der Form von Reihen auf dem Längsschnitte und

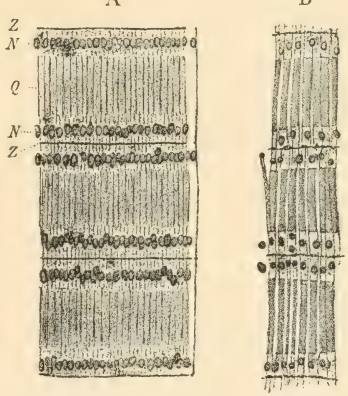


Fig. 269. Muskelnfaser vom Nashornkäfer (Oryctes nasicornis) mit ergastischen Körnern. Nach Retzius (1890) aus Heidenhain (1911, Fig. 367.)

in der Art von zierlichen Netzen auf dem Querschnitte verloren (Taf. III, Fig. 115 u. 116). Ein zweites System von Glykogengranula ist in transversaler Richtung entsprechend der isotropen Substanz (J) angeordnet. Sie liegen meistens näher der Zwischenscheibe (Z), zuweilen rücken sie aber gegen die anisotrope Scheibe (Q) vor (Taf. III, Fig. 110 u. 111)".

Auch sonst äußert sich Arnold (z. B. S. 180) über die Wirbeltiere ähnlich und gibt im allgemeinen ein Bild über die Verteilung des Glykogens.

Über das Vorkommen von Fett sind wir schlecht unterrichtet. Arnold (1914, S. 256) führt zwar Ciaccio, Fauré-Fremiét, Bell, Bullard, Noll an, doch ist mit diesen Angaben wenig anzustellen. Auch Kölliker's (1888) Angaben sind zweifelhafter Natur. Er sagt S. 700: „Außer diesen typischen Granula finden sich übrigens in den Flügelmuskeln der Insekten auch echte Fettmoleküle, die nach Zusatz von Säuren und kaustischen Alkalien als dunkle glänzende Körnchen leicht zum Vorschein kommen und in Äther sich lösen. Gewöhnlich ist die Menge dieser Gebilde gering, doch kommen auch Fälle vor, und zwar wie mir schien, vor allem bei lange im Zimmer gehaltenen Tieren (Dytiscus), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Anzahl sich finden und die typischen Granula spärlich oder geschwunden sind." Holmgren (1910) erwähnt auch das Vorkommen von Fettkörnchen, jedoch ist auch hier der bestimmte Nachweis durch Identitätsreaktionen nicht erbracht. Er sagt S. 258: „ . . . ein Knötchen, daß sich durch Osmium färbt und wahrscheinlich fettartiger Natur ist"; ferner S. 317: „Wie man an den Flügelmuskelfasern der Insekten Fettkörnchen mehr oder weniger reichlich sehen kann, die entweder in der Umgebung der Grundmembranen liegen oder auch außerdem mehr diffus zwischen den Säulchen zerstreut auftreten, so findet man auch an den Skelettmuskelfasern ähnliche fettartige Körperchen. Sie treten mitunter mehr diffus zerstreut auf; gewöhnlich sieht man jedoch dieselben an den Stellen, an denen die J-Körner liegen. „Auch (1913, S. 232) äußert er sich ähnlich. Holmgren hält die Fettkörnchen für Stoffwechsel- („Erschöpfungs"-) Produkte der Q-Körner. Er sagt (1910, S. 282): „Endlich möchte ich bei meiner Schilderung der fraglichen Flügelmuskelfasern auf sehr kleine Körner hinweisen, die sich durch Osmium schwärzen lassen. Mitunter, und zwar bei ungewöhnlich großer Menge derselben, kann man sie ziemlich regellos zwischen den Säulchen verteilt finden. Im allgemeinen scheinen sie jedoch die Tendenz zu haben, sich den Grundmembranen anzulagern. In der Tat habe ich schon oben auf dieselben Körnchen die Aufmerksamkeit gelenkt, indem ich nachwies, daß bei Erschöpfungen der Q-Körner mit Osmium gefärbte Körnchen zwischen den Säulchen auftreten und zwar in der Höhe der Grundmembranen, die durch breitere oder schmälere Stiele sich direkt mit den polaren Enden der Q-Körner vereinigen. Dies Verhalten sei zunächst so gedeutet, daß die Q-Körner in Erschöpfungsstadien an ihren polaren Teilen fettartige Körnchen abschnüren, die noch einige Zeit durch Stiele mit den Körnern zusammenhängen. Die freien Fettkörnchen können oft

miteinander zu größeren Körnern konfluieren, wobei sie sich aus den Grundmembranen emporheben und auch losmachen. Daß diese fetthaltigen Körner aus den Q-Körnern herzuleiten sind, halte ich demnach für sicher. Sie stellen meiner Erfahrung nach sekundäre Stoffwechselprodukte der Q-Körner dar, bilden aber nicht fettig metamorphosierte ganze Q-Körner." Daß diese Ansicht wahrscheinlich unrichtig ist, weil er von einer irrigen Vorstellung über die Natur der Q-Körner ausgeht, wird bei der Besprechung der Eiweißkörner gezeigt werden. Unserer Ansicht nach liegen und entstehen Fettkörner ebenso im Zytoplasma wie die übrigen ergastischen Einschlüsse auch.

Die hauptsächlichste Menge der ergastischen Einschlüsse scheinen durch Eiweißante repräsentiert zu werden. Dazu gehören die Gebilde, die nach ihrer Lage als Q- und J-Körner bezeichnet worden sind (Holmgren [1907, 1910, 1913], Heidenhain [1911, S. 633]). Kölliker (1857) hat sie beim Menschen und vielen Tieren gefunden und sie als „interstitielle Körner" bezeichnet. Über ihre chemische Beschaffenheit bei den Insekten weiß er (1888, S. 699) nicht viel auszusagen. Er hat sie lebend in NaCl-Lösung, Wasser, Säuren und Alkalien, auch in Alkohol, Äther, Trypsin usw. untersucht. Retzius findet sie (1890, S. 74) bei Konservierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure als zusammenhängendes gekörntes Band, die Einzelkörner als rundliche Gebilde, vielfach aber auch dreieckig und unregelmäßig (Meyer: wohl durch Fixierung hervorgerufen!) (siehe bei Retzius [1890], unsere Fig. 269), bei Oryctes nasicornis, auch bei Myxine glutinosa und anderen, von verschiedener Größe, die nach der Fixierung Essigsäure und verdünnten caustischen Alkalien widerstehen und eine besondere Färbbarkeit bei Anwendung von Rosanilin zeigen.

Holmgren (1908, 1910, 1913) findet diese Körner in den Flügelmuskeln und Skelettmuskeln der Insekten: Netzflügler (Äschna, Libellula, Cordulea, Sympetum, Myrmeleon) (1910, S. 250, 1913, S. 227 und 230), Hymenopteren (Bombus) (1910, S. 284), Dipteren (Tabanus, Laphria u. a.) (1910, S. 296), Orthopteren (Locusta, Gryllus) (1908, S. 204), Lepidopteren (z. B. Zygaena, Argynnis, Sesia (1908, S. 201 und 202, 1913, S. 234), Coleopteren (Dytiscus) 1908, S. 209), ferner in den Herzmuskelfasern der Crustaceen (Astacus, Homarus) (1908, S. 217, 1910, S. 298 ff.) und der Säugetiere (Kaninchen, weiße Maus, Eichhörnchen) (1910, S. 301 ff.), bei Vertebraten auch in den Skelettmuskeln der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel (1908, S. 220) und besonders der Säugetiere (1908, S. 221, 1910, S. 318 ff.).

Diese Körner dürften also ziemlich allgemein vorkommen, Holmgren (1910, S. 247) fixierte mit Chromosmiumgemischen (Johnson, Benda, Golgi) und färbte mit Eisenhämatoxylin und Benda's Natriumalizarin-Cristallviolett.

Über die Lage der Körner führt er folgendes an (1913, S. 226—227): „Nach der gegenwärtigen Erfahrung könnte man doch die Muskelfasern in verschiedene Kategorien einteilen. Eine erste hat ihre Merkmale im vergleichsweise niederen isotropen Streifen und in sarkoplasmatischen Körnerbildungen, die zu ihrer

Lage und ihrer Ausdehnung den Querscheiben der Fibrillen genau entsprechen. Diese Körnerbildungen . . . habe ich vorläufig als Q-Körner bezeichnet, Muskelfasern dieser Art sind die Flügelmuskelfasern der Netzflügler, Herzmuskelfasern der Crustaceen und auch im allgemeinen der vertebrierten Tiere, Flügelmuskelfasern der Vögel und der Fledermäuse. — Eine zweite Kategorie zeigt die isotropen Streifen als vergleichsweise hohe Segmente, und nahe an der Grenze dieser Streifen zu den Querscheiben treten interfibrilläre Körnerbildungen auf, die auch Organellen sind und von mir vorläufig als J-Körner bezeichnet wurden. Diese Körner, die doch schon vorher von Krause, Retzius u. a. beobachtet worden sind, haben weit kleinere Dimensionen als die oben erwähnten Q-Körner. Hierher gehören die Skelettmuskelfasern im allgemeinen, sowohl vertebrierter als evertebrierter Tiere. — Einer dritten Kategorie gehören endlich die Flügelmuskelfasern der Dipteren, Hymenopteren und Coleopteren, wo die isotropen Streifen oft ganz minimal, gleichzeitig als die Muskelfächer überhaupt sehr niedrig sein können und die vergleichsweise recht umfangreichen und organisierten Körnerbildungen keine so durchaus regelmäßige interfibrilläre Anordnung unter allen Verhältnissen zeigen, wie an den oben erwähnten Muskelfaserarten. Doch gelingt es auch hier eine Beziehung gewisser dieser Körner zu den Querscheiben der Fibrillen nachzuweisen.

Die fraglichen Körner werden zumeist als von „sarkoplasmatischer“ Natur aufgefasst. Kölliker (1888, S. 698) sagt: „Die Zwischensubstanz . . . oder das Sarkoplasma . . . ist vor allem dadurch bemerkenswert, daß dasselbe in sehr reichlicher Menge vorhanden ist und . . . eine große Anzahl von runden Granula liefert“. Retzius (1890, S. 76) bemerkt: „Sie sind spezifische Bestandteile des Sarkoplasmas“. Er nennt sie deswegen „Sarkoplamosomen“ oder kürzer „Sarkosomen“. Auch Holmgren (1908, 1910, 1913 i. allg.) und mit ihm Heidenhain (1911, S. 633) faßt sie als Stoffwechselorganellen auf“.

Wir stellen dem entgegen, daß sie in der Art wie sie vorkommen, überhaupt ihrer ganzen Natur nach nichts Anderes als ergastische Gebilde sein können. Auch schon Holmgren (1910, S. 253) will einen Teil der Körner abtrennen, indem er die „spezifischen Exoplasmakörner“ als zu den Säulchen in Beziehung stehend, den „Endoplasmakörnern“ gegenüberstellt, welche um die Kerne und unter dem Sarkolemm angehäuft „von mehr akzidenteller Natur sein müssen und hauptsächlich aufgespeicherte Stoffe repräsentieren. Dies gilt in seiner Schärfe jedoch nur für die Muskelzellen, wo ein Unterschied zwischen „Exo- und Endoplasma“ zu erkennen ist. Bei der Hummel z. B., wo das nicht der Fall ist, will Holmgren S. 285 auch diesen Unterschied aufrecht erhalten, trotzdem er morphologisch und färberisch, wie übrigens auch bei den erstgenannten Muskelfasern, keinen Unterschied der Körner findet. Wir müssen, wie gesagt, betonen, daß sämtliche Körnerbildungen in der Muskelzelle ergastisch sind.

Die Bezeichnung Q- und J-Körner bedeutet nur, daß sie bei Q oder J liegen. Dies ist, wenn man z. B. auch die unregelmäßige

Lagerung der Körner bei den Hymenopteren in Betracht zieht, ganz unwesentlich und sagt über die Chemie der Körner gar nichts aus. Auch Holmgren selbst hält sie neuerdings (1913, S. 236) nicht für verschiedene Dinge. Es ist m. M. auch kein Grund vorhanden, sie als chemisch nicht indentisch zu betrachten. Es sind ergastische Körner, die wir mikrochemisch untersuchen müssen. Nach den angewandten Methoden der Autoren ist es wahrscheinlich, daß sie Eiweiß sind. Die Reaktionen, die Janisch (S. 739 ds. Bs.) mit den Körnern der Hummel anstellte, lassen vermuten, daß sie den Alinanten nahe stehen oder mit ihnen gleich sind. Vergl. auch S. 153 ds. Bs. und Fig. 51). Die verschiedenen Formen, die Holmgren

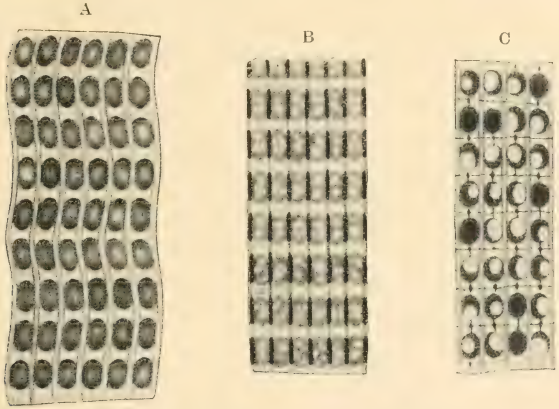


Fig. 270. Längsschnitt durch die Flügelmuskulatur von Libellula. Die ergastischen Körner in *B* sind alle, in *C* zum großen Teil gequollen. Nach Holmgren (1907, Fig. 3, 5, 10) aus Heidenhain (1911, Fig. 370.)

fand, wenn sie nicht durch Quellung oder durch Wirkung der Fixierungsflüssigkeit hervorgerufen sind, stehen damit auch gut im Einklang.

Wir müssen nun noch auf Holmgrens Auffassung eingehen. Er faßt die Q- und J-Körner als Träger färbbarer Materie auf, welche mit Hilfe von Plasmophoren den Säulchen übermittelt wird und auch auf gleichem Wege zurücktransportiert wird. Entsprechend der Färbbarkeit stellt er vier verschiedene Phasen stofflicher Umsetzung auf, (1910, S. 252 ff. und S. 275 ff.). Diese Stadien sind nur durch Vergleich verschieden gefärbter Bilder der Säulchen und Körner gefunden worden. Außer diesen Stadien findet Holmgren die verschiedensten Übergänge und Modifikationen. Wir müssen betonen, daß es sich bei ihm immer um relative Färbungen kontrahierter und gestreckter Säulchen handelt, nicht um absolute, das übersieht er. Es ist uns höchst unwahrscheinlich, daß sich der Chemismus der Körner schon bei Kontraktion und Ausstreckung ändert, wie Holmgren aus ihrer Färbung schließt. Bei der Kontrak-

tion muß der Übergang sehr schnell angenommen werden, und da gerade findet nach Holmgren ein Abtransport aus dem gesammten Q statt. Höchstwahrscheinlich also ist das ganze große System Holmgrens eine Täuschung und beruht auf relativer Differenzierung seiner Präparate und unrichtiger Deutung seiner Bilder. Als Beispiel dieser Art gebe ich in Fig. 272 die Abbildungen Holmgrens (1913, Fig. 14, 15) wieder.

Wir müssen nun noch mit einem Wort auf die Form der Körner eingehen. Wie schon gesagt, stehen sie chemisch den Allinanten vermutlich nahe und sind demnach vielleicht teilweise eine plastisch weiche Masse. Da sie im normalen Zytoplasma liegen, das von metabolisierten Fäden durchzogen wird, so kann auch ihre Form bei Kontraktion und Streckung sich ändern. In der Regel sind sie rund Kölliker (1888), Rollet (1885), Retzius (1890), Holmgren (1910, S. 254), Heidenhain (1911, S. 633). Jedoch treten auch rundlich-ovale Formen Retzius (1890) und geflügelte Formen auf. Geflügelte Formen sind schon von Kölliker (1888, S. 699) gesehen worden. Holmgren (1910) mißt ihnen in seinem System eine besondere Bedeutung bei, ebenso wie bei seinen Querbändern. Ich muß bemerken, daß die Abbildungen Holmgrens und auch seine Darstellung durchaus nicht klar sind. Seine geflügelten Formen sind z. T. sicher durch übereinanderliegende ungleich differenzierte Körner vorgetäuscht (z. B. 1908, Taf. XIII, Fig. 19), in andern Fällen (z. B. Taf. XIII, Fig. 17) mögen sie durch Kontraktion veränderte Formen sein. Mit den Querbändern, die Holmgren ja durchaus nicht überall findet (z. B. 1913, S. 240), ist es ähnlich. Es sind z. T. breitgequetschte Körner (z. B. 1908, Taf. XIII. Fig. 19) oder Täuschung durch Färbung (z. B. 1908, Taf. XIII, Fig. 16 und 17). Holmgren (1910, S. 288) sagt auch selbst, daß die runden Körner in den Querbändern zu finden sind, die „in eine etwas heller aussehende (weil dünnere) diffus verbreitete Materie eingebettet liegen". Möglich ist auch eine Verwechselung mit metabolisiertem Zytoplasma, das in den Fäden leicht durch die Behandlung reißt und dann Dinge zur Anschauung bringt, wie sie Dr. Janisch bei der Wasserquellung der Hummelmuskeln gefunden

Fig. 271. Längsschnitt durch die Flügelmuskeln der Hummel. *A* Extension mit verschieden gestellten und gefärbten Körnern, *B* Kontraktion mit „Querbändern". Nach Holmgren (1908, Fig. 16, 19) aus Heidenhain (1911, Fig. 371).

hat. Wir halten also fest, daß die Körner in der Regel runde Gebilde sind, die bei Kontraktion vielleicht gequetscht werden können und dadurch ihre Form ändern, und daß die Holmgrensche Auffassung sich auf Bilder stützt, die durchaus nicht einwandfrei sind, z. B. die sicher gequollenen Körner in 1907, Fig. 3 (Heidenhain S. 636, Fig. 370 C.) unsere Fig. 270 C und die unklar differenzierten 1913, Fig. 14, 15, unsere Fig. 272. Auch Gutherz (1910, S. 217) stimmt mit Holmgren nicht überein, er sagt: „Bemerkenswert war, daß interstitielle Körnchen, die ich genau ins Auge faßte, nach Durchgang der Welle in derselben Größe und Lagerung wieder erschienen wie zuvor. Dies zeigt, daß eine bei jeder Kontraktion geschehene Auflösung der Körnchen und ihre Aufnahme in das Muskelsäulchen hinein, wie Holmgren annimmt, für unser Objekt wenigstens (Hydrophilus piceus) höchst unwahrscheinlich ist". Auch Markus (1920, S. 411) will den kausalen Zusammenhang mit der Kontraktion nicht anerkennen.

g) Die Physiologie der quergestreiften Muskelzelle.

Das Zytoplasma des glatten Muskels wird, wie wir sahen, in derselben Weise durch Nervenfasern erregt wie das der quergestreiften. Von diesem Zytoplasma sahen wir bei der glatten Muskelzelle zahlreiche, wahrscheinlich metabole Zytoplasmafäden scheinbar regellos nach den Säulchen hinstreben, so daß die Erregung von vielen Stellen gleichmäßig und, wie es scheint, regellos stattfindet. Bei den quergestreiften Muskelzellen liegt die Sache anders, denn von den Nervenhügeln aus scheint die Erregung erst durch metabolisiertes Zytoplasma direkt nach den benachbarten Muskelsäulchen gesandt zu werden, dann aber auch sofort in der Hautschicht des Zytoplasmas und von dieser aus ganz allgemein durch metabolisierte Plasmafäden nach dem Z-Streifen der Fibrillen zuletzt von diesem in den Säulchenabschnitt Z—Z (Muskelfach) geleitet zu werden. Daß von den Nervenhügeln der Reiz zuerst nach Z der benachbarten Säulchen geleitet wird, geht aus den Figuren Rollet's (1891, Taf. XXXVII, Fig. 9 (unsere Abb. 273) und (1891 a. Taf. II. Fig. 9) hervor.

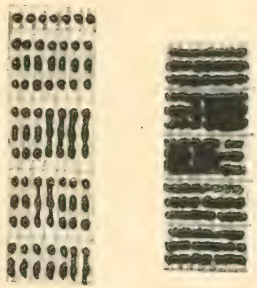


Fig. 272.
Flügelmuskeln von Zygaena filipendulae, zeigt unklare Differenzierung. Nach Holmgren (1913, Fig. 14. 15.)

Wir haben, wie gesagt, in der Zelle zu unterscheiden: 1. Membran. 2. Zytoplasma und Kerne, 3. Fibrillen. An der Sehne hört die Zelle vor dem zweiten Z auf (Engelmann [1873], Wege [1911], Casper [1913]). Zu dem Zytoplasma müssen wir das metabole Zytoplasma der Nervenendplatte rechnen, wie es auch z. B. Langley (1908, S. 295) und Boehm (1920, S. 245 und 246) taten, welches direkt übergeht in das normale Zytoplasma, die metabolisierten Fäden und das zwischen den Muskelfibrillen befindliche meta-

bolisierte Zytoplasma der Säulchen in Höhe des Z-Streifens der Fibrillen. Es liegt jedenfalls kein Grund vor, die Nervenendplatte nicht zum Zytoplasma zu rechnen.

Alles Zytoplasma leitet Erregung, folglich müssen die Fäden, die ja ganz homogen und relativ dicht sind, auch Erregung leiten, und zwar besser als normales Zytoplasma.

Nach Rollet's (1892, S. 219 Angaben liegt bei dem Käfermuskel alle 0,25 mm ein Doyère'scher Hügel. Zwischen diesen würden etwa 20—80 Fächer liegen. Wir nehmen an, daß die Leitung der Erregung zuerst von den Nervenhügeln aus mit größter Geschwindigkeit in den Z-Streifen und ihren metabolisierten Verbindungen stattfindet, daß dann aber die folgenden 10—40 Fächer durch Erregung des übrigen Zytoplasmas, die von den Nervenhügeln ausgeht, nacheinander gereizt werden. Die direkte Verbindung der Nervenhügel mit dem Z-Streifen ist in den Figuren 8, 9, 10, Taf. II von Rollet (1885) sehr schön dargestellt. Daß die Erregungsleitung tatsächlich so vor sich geht, wie wir es beschrieben haben, geht aus der Darstellung Rollet's (1892, S. 219) hervor, der an direkt unter das Mikroskop gebrachten Muskelfasern von dem an einer Nervenendplatte entstehenden Wulst aus die Kontraktionswelle ablaufen sah. Auch kann jedes einzelne Muskelfach zucken (Engelmann [1873, S. 164]).

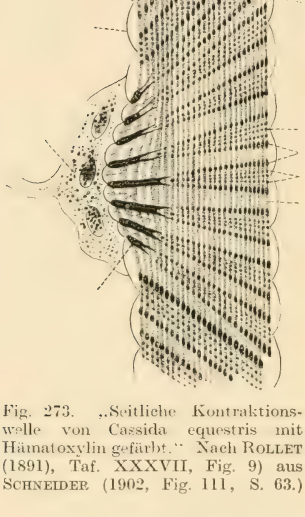


Fig. 273. „Seitliche Kontraktionswelle von Cassida equestris mit Hämatoxylin gefärbt." Nach Rollet (1891), Taf. XXXVII, Fig. 9) aus Schneider (1902, Fig. 111, S. 63.)

Daß der Zytoplasmabelag auf der ergastischen Membran mit dem Z-Streifen enger zusammenhängt, ist eine jetzt allgemein anerkannte Tatsache, wie wir es (Kap. X, 2 f) genauer auseinandergesetzt haben. Wir haben also immer anzunehmen, daß Fäden von metabolisiertem Zytoplasma von der unsichtbaren Hautschicht aus durch das normale Zytoplasma nach den Säulchen strahlen und diese miteinander verbinden. Die Erregung muß in diesen Fäden metabolisierten Zytoplasmas geleitet werden und zwar für jedes Fach ringsum gleichzeitig. Es ist selbstverständlich, daß bei der Kontraktion die mit flüssigem homogenen Zytoplasma belegte Membran, um gleiches Volumen zu behalten, ausgebaucht werden muß. Außer mit diesem Z-Streifen hängt die Hautschicht vielleicht auch noch mit der Mitte des Muskelfaches durch sehr feine Plasmafäden zusammen, so daß die Säulchensubstanz jedes Faches auch noch in der Mitte von dem Reiz getroffen werden könnte.

Unsere Darstellung widerspricht der Auffassung Heidenhain's stark, denn Heidenhain legt Z- wie M-Membran eine mechanische

Funktion bei. Er sagt (Heidenhain [1911, S. 608]: „. . . und stehen in einer nahen Beziehung zur Gewebefestigkeit". Auch S. 620 sagt er: „Die Inophragmen sichern zunächst dem Muskel eine gewisse Strukturfestigkeit". Als Nebeneffekt betrachtet er S. 621 die Tatsache, daß während des Kontraktionsaktes „alle identischen Strukturpunkte benachbarter Fibrillen (Meyer: — Säulchen) in die nämliche Querschnittsebene eintreten".

Häggvist (1920) schreibt ebenfalls Z eine mechanische Funktion zu; er meint, daß der Zug der kontraktilen „Fibrillen" jedes Muskelfachs durch sie seitlich auf das Sarkolemm übertragen wird.

Auch gegen Holmgren (1910 und 1913) und Thulin (1915, S. 318) richtet sich unsere Auffassung, denn diese betrachten den Z-Streifen wohl nur allein als Stoffleitungsweg.

Wie wir sahen, werden die Fibrillen durch die Erregung des Plasmas vom Nerven aus erregt und ziehen sich zusammen. Über die darauf folgende Ausdehnung ist wenig bekannt. So sagt Engelmann (1875, S. 438) von den glatten Fibrillen des Stielmuskels von Zoothamnium arbuscula bei Lebenduntersuchung, wo 6—10 Fibrillen (Meyer: Säulchen?) von kaum meßbarer Dicke im Stiel liegen: „Im Moment der Kontraktion werden die Fibrillen deutlich kürzer, dicker und gerade. Beginnt nun die Erschlaffung, so strecken sie sich sehr rasch wieder und nehmen dabei, wenn die Stielwand, wie häufig der Fall, durch zufällige äußere Widerstände aufgehalten, sich nur langsam wieder strecken, anfangs einen stark geschlängelten Verlauf an." Danach strecken sich die „Fibrillen" aktiv wieder, also ganz selbständig (Meyer).

Es sind die verschiedensten Versuche gemacht worden, die Wiederausstreckung des Muskels zu erklären. Insbesondere sollen Z-Membran und Sarkolemm dabei eine Rolle spielen. Schon Heidenhain (1911, S. 621) weist die Erklärung zurück, daß die Z-Membran infolge ihrer Elastizität eine besondere Rolle spiele. Wir können soviel über alle diese Erklärungsversuche sagen, daß Tatsächliches außer dem, was wir gesagt haben, nicht bekannt zu sein scheint, wir auch nichts darüber wissen, ob die Streckung auf einen besonderen Reiz hin oder rein mechanisch bewirkt wird.

Bezüglich der Kontraktion dagegen liegen zahlreiche Beobachtungen besonders aus der physiologischen Literatur vor. Wir müssen von vornherein grundsätzlich daran festhalten, daß alle Reizungen der ganzen Zelle 1. die Nervenfibrillen allein treffen können, die nur die Erregung in die Muskelzelle hineinsenden, 2. die Nerven und das Zytoplasma der Muskelzelle, 3. die Nerven, das Zytoplasma und die Fibrillen der Muskelzelle.

Wir bemerken ferner, daß die größte Mehrzahl der Untersucher bei der Reizung des innervierten Muskels die Muskelzelle reizte, ohne darauf Bedacht zu nehmen, daß in diesem Falle Nervenfibrille und Zytoplasma und Muskelfibrille gereizt werden konnte. Schlüsse auf die Arbeit der Muskelfibrille, also nicht ohne weiteres gemacht werden durften. Ähnliches gilt für die Reizung der Nerven. Daß also häufig Trugschlüsse gemacht wurden, ist selbstverständlich.

wenn man bedenkt, welch wichtige Rolle dem Zytoplasma bei der Reizleitung zufällt. Es liegen sehr viele Untersuchungen vor, die die Reizbarkeit der ganzen Muskelzelle einer Betrachtung unterziehen. Wir erwähnen vor allem die zusammenfassenden Darstellungen von Grützner (1904) und Bois Raymond (1909) über die glatten, und M. v. Frey (1909) über die quergestreiften Muskelzellen. Ganz allgemein ist zunächst zu sagen, daß Reizung mittels elektrischer Ströme uns über die tatsächliche Reizleitung und Reizwirkung wenig Aufklärung zu geben vermögen, da sie niemals den natürlichen Bedingungen entsprechen, überhaupt vor allem dabei zu berücksichtigen ist, daß es sehr fraglich erscheint, ob die elektrischen Ströme dieselben Wege und mit der gleichen Schnelligkeit benutzen wie natürliche Erregung. Es ist jedenfalls in allen Fällen dies zu bedenken.

In diesen Zusammenhang gehört z. B. die Frage der elektrischen Querdurchströmung der Muskeln. Quer verlaufende Ströme sollen den glatten Muskel nicht reizen, doch sagt Grützner (1904, S. 31), daß sie gar nicht reizen sollten, wäre unwahrscheinlich, denn Fick z. B. reizte den Schließmuskel von Anadonta durch wesentlich quer verlaufende Ströme. Für die quergestreifte Muskulatur wird dasselbe behauptet z. B. W. Frankfurter (1914, S. 432), während andere siehe z. B. M. v. Frey (1909, S. 518) die Möglichkeit bestehen lassen, daß er etwas erregbar sei, aber wahrscheinlich bleibt es danach, daß die Erregbarkeit durch elektrische Ströme in querer Richtung geringer ist. Die glatten Muskeln (Grützner [1904], du Bois Raymond [1909 S. 553]) sind durch Elektrizität reizbar; als einfacher Strom wirkt besonders der Öffnungsschlag stark kontrahierend. Das Einschleichen, welches bei quergestreifter Muskulatur gar nicht wirkt, gelingt bei glatten Muskeln verhältnismäßig leicht, Grützner (1904, S. 36). Im Gegensatz zum quergestreiften summiert der glatte Muskel kleine Reize. „Er hat sozusagen ein besseres Gedächtnis als der quergestreifte“ (Grützner S. 57). Im allgemeinen ist die elektrische Erregbarkeit der glatten Muskeln ähnlich wie die der quergestreiften. du Bois Raymond sagt S. 550: „Entgegen zahlreichen älteren Angaben ist in neuerer Zeit unzweifelhaft festgestellt, daß die Erregbarkeit der glatten Muskeln sich nicht wesentlich von der quergestreiften unterscheidet, nur daß im allgemeinen stärkere Reize erforderlich sind.“

Ebenso wie durch elektrische sind glatte Muskeln durch mechanische Reize sehr erregbar z. B. die Muskelzellen der Gefäße durch Blutdruck, Streichen mit einer Nadel und durch Kneten (Grützner S. 60). du Bois Raymond äußert sich S. 551: „Gegen mechanische Reize scheint die glatte Muskulatur ungemein empfindlich zu sein, da selbst leise Berührungen wie Streichen mit einem Pinsel an glattmuskeligen Organen Kontraktionen . . . . . auszulösen vermögen.“ Er führt diese leichte Erregung auf Wirkung auf die Nerven zurück, da bei Atropinisierung nur stärkere Reize, Stoß, Quetschung, Schnitt wirken. Ferner wirken thermische Reize (Grützner S. 61, Bois Raymond S. 551) und chemische Reize verschiedener Art z. B. Alkalien, Säuren, Salze, Alkaloide (Grützner S. 65ff.), doch meint Bois Raymond S. 552, daß sich Unterschiede

in der chemischen Reizbarkeit gegenüber den quergestreiften Muskeln ergeben.

Bei photischen Reizen ist es zweifelhaft, ob eine Wirkung ausgelöst wird (Grützner, S. 67 68), doch ist Lichtreiz nach Bois Raymond beim Sphincter iridis anzunehmen, denn Guth 1901 beobachtete an kleinsten Irisstückchen ohne erkennbare nervöse Bestandteile Kontraktion bei plötzlicher Beleuchtung.

Während, wie wir sehen werden, Curare für die quergestreifte Muskelzelle ein starkes Gift ist, bleibt es bei der glatten nahezu wirkungslos (Grützner, S. 68), dagegen lähmt manche glatte Muskelzellen das Atropin.

Bois Raymond nimmt S. 551 mit Paul Schultz an, daß mit 1 proz. Atropinlösung behandelte Präparate „entnervt" sind. Auch der quergestreifte Muskel ist wie der glatte total reizbar (M. v. Frey, 1909, S. 427).

Elektrizität wirkt erregend. Ein konstanter Strom z. B. bewirkt Zuckung, Tetanus, Dauerverkürzung, je nach der Stärke des Stromes (M. v. Frey [1909, S. 511]). Besonders stark wirkt die Schließung eines konstanten Stromes.

Ebenfalls erregend wirken nach M. v. Frey mechanische (S. 510) und chemische Mittel (S. 506), ferner Temperaturerhöhung (S. 460 ff.).

Fassen wir kurz zusammen, so können wir unter Berücksichtigung auch der neueren Literatur folgendes sagen:

Die glatte Muskelzelle ist reizbar durch

1. Elektrizität, z. B. Grützner (1904, S. 33); du Bois Raymond (1909, S. 553).
2. Mechanische Reize, z. B. Grützner (1904, S. 60); Bois Raymond (1909, S. 551).
3. Thermische Reize, z. B. Grützner (1904, S. 61); Bois Raymond (1909, S. 551).
4. Chemische Reize, z. B. Grützner (1904, S. 65 ff.); Bois Raymond (1909, S. 552).

Die quergestreifte Muskelzelle ist reizbar durch:

1. Elektrizität, z. B. F. B. Hofmann (1909, 38, 39); P. Hoffmann (1912, S. 1).
2. Mechanische Reize, z. B. F. B. Hofmann (1909, 38, 39) und (1908, S. 137); N. Ebbecke (1915, S. 79).
3. Thermische Reize, z. B. G. Buglia (1910, S. 281); A. Mayer (1912, S. 507); P. Jensen (1915, S. 333).
4. Chemische Reize, z. B. P. v. Grützner (1916, S. 511); Langley (1906, 1907, 1908, 1909, 1911 im allg.); D. Dall und G. R. Mines, (1911, proc. XXIX); C. Schwenker (1915, S. 371); Kopyloff (1913, S. 219); E. Verzar und M. Felter (1915, S. 421).

In den Fällen, die wir eben betrachtet haben, hätten wir die ganze Muskelzelle + Nerv vor uns. Wollen wir jetzt die Muskelzelle allein, d. h. ohne Nerven betrachten, so kommen einmal diejenigen Fälle in Betracht, wo die Muskelzelle überhaupt keine Nerven besitzt, andermal die, wo man die Nerven beseitigt hat,

oder sie unwirksam sind. Für den ersten Fall sagt Grützner (1904, S. 58) von den glatten Muskelzellen: „Man hat sich darüber gestritten, ob diese spontanen Zusammenziehungen nervösen oder lediglich muskulösen Ursprungs sind. Nun das kann man ihnen nicht immer so ohne weiteres ansehen. Vollkommen sicher aber ist mir, daß sie an ausgeschnittenen Muskelstücken sehr häufig muskulösen Ursprunges sind, wie ich dies auch in der Winkler'schen Arbeit zum Ausdruck gebracht habe. Einmal beweisen dies die Versuche von Engelmann am Ureter, in welchem bei zweckmäßiger örtlicher Reizung ausnahmslos Kontraktionswellen nach beiden Seiten in gleicher Art ablaufen. Diese Tatsache schließt selbstverständlich das Zustandekommen dieser Wellen durch Ganglienzellen und Nervenfasern vollkommen aus. Auch hat Engelmann keine Ganglienzellen in dem Ureter gefunden. Ferner bleiben nach Sertoli an dem Retraktor penis des Pferdes oder Hundes diese spontanen Kontraktionen noch 5 Tage nach dem Tode des Tieres bestehen. Daß Ganglienzellen (welche übrigens Sertoli in seinem Präparat niemals gefunden hat), mit ihren nervösen Verbindungen, namentlich Ganglienzellen eines Warmblüters solange am Leben bleiben sollten, widerspricht allen unseren Erfahrungen. Schon nach Minuten sind sie tot, wie Langendorff von den sympathischen Ganglienzellen von Warmblütern feststellen konnte. Schließlich würde der glatte Muskel geradezu eine Ausnahmestellung einnehmen, wenn er nicht auch ohne nervöse Einflüsse wie andere Muskeln oder irritable Gebilde infolge gesteigerter Erregbarkeit (beziehungsweise Erregung) rhytmisch arbeiten könnte."

Ferner erwähnen wir die Amnionmuskulatur des Hühnchens (Verzár 1914, S. 419), die sich in der Minute etwa 16mal kontrahiert, wobei eine peristaltische Welle vom Kopf- bis zum Fußende abläuft. Verzár zeigte, daß das Amnion, das aus einer einfachen Lage glatter Muskelzellen besteht, keinerlei nervöse Elemente besitzt. Da die Kontraktionen durch Adrenalin gehemmt und durch Nikotin gefördert werden, liegt hier also eine direkte Reizung der Muskelzelle ohne nervöse Einwirkung vor. Ähnlich verhält sich das nervenfreie Ende des quergestreiften Sartorius des Frosches, das, wie F. B. Hofmann und E. Blaas (1908, S. 140) sicher zeigten, durch mechanische Stöße reizbar ist. Ferner beobachtete M. R. Lewis (Americ. Journ. of Physiol. XXXVIII 1, S. 153) in Gewebekulturen quergestreifter Muskeln von Hühnerembryonen bei Abwesenheit jedweden Nervengewebes rhytmische Kontraktionen.

Der 2. Fall ist der, daß die Nervenfibrille durch Degeneration entfernt wird. Es kann als sicher gelten, wie Sokolow (1874, S. 300), Kühne (1883, S. 516), Gessler (1885), Langley (1906, S. 179), F. B. Hofmann und E. Blaas (1908, S. 151) nachwiesen, daß die Nervenfibrillen mehrere Wochen nach der Durchschneidung des Nerven vollständig degeneriert sind. Bei Reizung so vorbehandelter Muskelpräparate (Sartorius) fanden F. B. Hofmann und Blaas (1908, S. 152) und F. B. Hofmann (1909, S. 38, 39) eine erhöhte Reizbarkeit gegen Stoß an den Stellen der Nervenendigungen gegenüber den nervenfreien Enden des Muskels. Sie sagen (1908, S. 152):

„Wenn trotzdem die hohe mechanische Reizbarkeit der Stellen der Nervenendigungen erhalten geblieben ist, so muß diese auf eine andere in der Gegend der Nervenendigungen noch vorhandene Substanz bezogen werden, welche mehr muskelwärts von den degenerierten Nervenausbreitungen gelegen ist."

Erinnern wir uns an das in Kap. X, 2f. (S. 755f.) gesagte, so ist klar, daß das metabole Zytoplasma der Nervenendplatte das am stärksten reizbare in der Muskelzelle ist; von diesem aus wird dann der Reiz weiter zu Z und den Muskelfibrillen geleitet. Zunächst würde also die Reizbarkeit des metabolen Zytoplasmas aus diesen Versuchen sicher hervorgehen. Daß F. B. Hofmann diese Tatsache richtig in Rechnung stellte, geht schon aus seinem Vortrag (1907, S. 131) und auch aus folgendem Zitat hervor (1908, S. 153): „Nach dieser Ansicht wäre als anatomisches Substrat für die Erregbarkeit wahrscheinlich das Sarkoplasma anzusehen, welches nach dem Vorigen vermutlich an der Stelle der Nervenendigung eine auch histologisch nachweisbare Besonderheit besitzt."

Zieht man ferner die Tatsache heran, daß das nervenfreie Ende des Sartorius ebenfalls durch Stöße reizbar ist, so folgt aus allem, daß sowohl das metabolisierte Zytoplasma der Fäden als wohl auch das normale mechanisch reizbar ist. Über die Frage, ob die Muskelfibrillen selbst durch Stoß erregbar sind, geben uns diese Versuche keinen Aufschluß, aber es bleibt die Möglichkeit, daß das auch der Fall sein kann.

Wir hätten dann weiter die Wirkung von Giften auf die Muskelzelle zu besprechen. Wir wollen uns aber dabei auf das Curare resp. Curarin beschränken, weil uns dessen Wirkung als besonders geeignet erscheint, die Muskelzelle zu verstehen. Wie schon erwähnt, übt Curare auf den glatten Muskel fast gar keine Wirkung aus, ist aber für den quergestreiften ein starkes Gift. Es ist aber in allen Fällen zu berücksichtigen, daß die angewandte Dosis des Giftes eine sehr wesentliche Rolle spielt. D. h., wir müssen bedenken, daß geringe Mengen wohl eine Verminderung oder Verzögerung der Reizleitung, nicht aber eine vollständige Lähmung bewirken, wohl aber letztere sicher eintritt, wenn wir die für das betreffende Versuchstier letale Dosis anwenden, also maximal kurarisieren. Aber es ist wahrscheinlich, daß noch größere Mengen genommen werden müssen. Über die Wirkung des Curare schreibt Höber (1919, S. 324): „Das Curare lähmt schon in sehr kleinen Dosen die Skelettmuskulatur und zwar, wie Claude Bernard und Kölliker schon in den 50er Jahren gezeigt haben, eigentümlicherweise durch Vergiftung der motorischen Endplatte, während sensible Nerven, Zentralnervensystem, motorische Nervenstämme und Muskeln erregbar bleiben. Das Kurare blockiert also den Übergang vom Nerv zum Muskel. Dies ist in folgender Weise gezeigt worden: Unterbindet man bei einem Frosch die Arteria iliaca oder umschnürt man den Oberschenkel unter Ausschluß des N. ischiadicus und bringt dann etwas Curare in den Rückenlymphsack, so tritt alsbald Lähmung des ganzen Tieres ein; nur das Bein, dessen Kreislauf unterbrochen worden ist, bleibt verschont; es führt auf Reizung der Haut an irgendeiner Stelle, Reflexbewegungen, ferner auch

Spontanbewegungen aus. Dabei sind bei dieser Versuchsanordnung das Zentralnervensystem, die sensiblen Nerven bis auf diejenigen des aus dem Kreislauf ausgeschalteten Beines, die motorischen Nerven, auch die des unterbundenen Beines oberhalb der Ligatur, dem Gift exponiert, und da sich die Muskeln des unterbundenen Beines bei direkter Reizung normal kontrahieren, so bleibt allein der Schluß übrig, daß eben die motorischen Endplatten gelähmt sind."

Auch E. Frey (1921, S. 69) äußert sich ähnlich. Daß das Curare auf die Nervenfibrillen nicht lähmend wirkt, kann nach den Versuchen von A. Kölliker (1856, S. 791), Claude Bernard (1857, S. 305 ff.), W. Kühne (1886, S. 305 und 1882, S. 187), Miura (1885, S. 129), Cavalié (1903, S. 615), Langley (1906, S. 170, 1907, S. 347, 1908, S. 167 und S. 285, 1909, S. 236), S. Garten (1912, S. 243) als sicher gelten und ist jetzt wohl allgemein anerkannt: Höber (1919, S. 324), Boehm (1920, S. 197), E. Frey (1921, S. 70).

Bisher hat man immer angenommen, daß die Nervenendscheibe allein und nicht auch das übrige Zytoplasma durch Curare abgestumpft sei. Das ist aber eine ganz willkürliche Annahme. Wir setzen dem gegenüber, daß das ganze Zytoplasma abgestumpft ist. Unter allen Umständen müßte bewiesen werden, daß die Endscheibe qualitativ anders reagiert als das übrige Zytoplasma. Wir haben ja früher (S. 755 dieses Buches) gesehen, daß morphologisch ein Wesensunterschied zwischen Endplatte und dem übrigen Zytoplasma der Muskelzelle nicht vorhanden ist. Welche Unterschiede der Resultate bei verschieden starker Kurarisierung sich ergeben, geht aus den Untersuchungen von F. B. Hofmann und E. Blaas (1908) hervor. Sie schreiben S. 156: „Eine andere Differenz zwischen Nervenendstellen und nervenfreien Muskelstücken tritt dann hervor, wenn das Tier vor dem Experiment kurarisiert worden ist. Wenn ein Frosch so stark mit Curare vergiftet wird, daß er eben völlig gelähmt ist und stärkste Reizung der Nervenstämme keinen Erfolg mehr gibt, so findet man bei der ersten Untersuchung der mechanischen Muskelreizbarkeit so ziemlich dieselben Verhältnisse wie beim normalen unvergifteten Muskel. Die Differenzen der Reizbarkeit der verschiedenen Muskelstrecken sind gut ausgeprägt, die Schwellenwerte bewegen sich durchaus innerhalb der am normalen Sartorius beobachteten Grenzen. . . . Ganz anders aber wird das Bild, wenn man den kurarisierten Muskel in kurzen Intervallen mehrmals hintereinander reizt. An den gut reizbaren Stellen nehmen die Schwellenwerte bedeutend rascher zu als an den übrigen Strecken des Muskels. Die Folge hiervon ist, daß nach einiger Zeit die anfangs deutlichen Schwellendifferenzen immer geringer werden." Und S. 157: „Zu dem gleichen Resultate kommt man, wenn man die Reizung bloß an einer und derselben Stelle in kurzen Intervallen ausführt. Auch dann beobachtet man, daß am kurarisierten Muskel die Reizbarkeit jener Stellen, wo sich reichlich Nervenendigungen befinden, bei wiederholter Reizung rascher abnimmt als die der nervenfreien Strecken. Schaltet man in dem Versuch eine längere Pause (8′ bis 10′) ein, so zeigt sich häufig an den gut reizbaren Stellen . . . die Reizbarkeit ganz vorübergehend

wieder erhöht, um sehr rasch (nach ein bis zwei Reizungen) wieder abzusinken. Stärkere Dosen von Curare greifen die Stellen der Nervenendigungen derart an, daß bereits am Anfang der Untersuchung jenes Stadium erreicht scheint, auf dem man sonst nach häufigen Reizen anlangt. In solchen Fällen ist daher bereits beim ersten Versuch die Kurve eine abgeflachte.“ Offenbar handelt es sich hierbei um verschieden starke Lähmung der verschiedenen Zytoplasmateile und ein Fortschreiten der Lähmung von einem Teil zum anderen, das durch wiederholte Reize beschleunigt werden kann. Ebenfalls nicht maximal kurarisiert scheinen die Muskeln in den Versuchen Langley's (1911, proc. XXIV) und Rossi's (1911, S. 253) zu sein. Ersterer erhielt noch an kurarisierten Froschmuskeln bei Eintauchen in Kaliumlösung Kontraktion und meint, daß die „receptive substance“, die von Curare angegriffen wird, von den Salzen nicht in Anspruch genommen wird. Letzterer gibt an, daß sich der kurarisierte Sartorius in Lösungen von Rhodankalium, Rhodannatrium, Rhodanammonium, Kalium- und Natriumsalizylat, Jodkalium, Jodnatrium, Kalium- und Natriumchlorid noch kontrahieren. Wir müssen dabei aber immer den Grad der Entkurarisierung in Betracht ziehen.

Es ist nach dem Gesagten selbstverständlich, daß das Curare eine besondere Bedeutung in der Muskelphysiologie hat, wohl verstanden immer unter der Voraussetzung, daß es maximal das gesamte Zytoplasma lähmt. Kombiniert man nun noch die Nervendegeneration mit der Curarewirkung, so geht man sicher, die Reizleitung von Nerv und Zytoplasma aufgehoben zu haben. Daß die Verwendung von reinem Curarin anstelle des gewöhnlichen Curare, das sehr verschieden sein kann (verläßlichere Resultate gibt Böhm [1920 im allg.]) leuchtet ohne weiteres ein. Ist in der Muskelzelle maximale Lähmung des Zytoplasmas durch Curarin eingetreten, so ist anzunehmen, daß für gewisse Reize nur die Muskelfibrille selbst das auf den Reiz reagierende sein kann. Daß die Muskelfibrille tatsächlich direkt reizbar ist, ist wohl anzunehmen. Jedoch liegen exakte Versuche darüber noch nicht vor.

Wir haben bisher immer von Wirbeltieren gesprochen. Auf die Muskeln der Wirbellosen ist Curare wirkungslos (Böhm [1920, S. 182]). Böhm sagt S. 183: „Nach Mitteilung weiterer, noch nicht publizierter Versuchsresultate an den Verfasser, die W. Straub in der zoologischen Station zu Neapel erzielte, ist Curarin auch in großen Dosen im Sinne einer spezifischen Nervenendwirkung bei allen untersuchten Wirbellosen (Astacus, Squilla mantis, Aplysia, Octopus vulgaris, Sipunculus nudus) unwirksam.“ Die Resultate, welche an Wirbellosen mit Curare erhalten sind, dürften nach Straub und Böhm vielleicht auf die darin enthaltenen Kaliumsalze vorgetäuscht worden sein. Dagegen wollen L. und M. Lapicque neuerdings (1910 S. 1007) bei Helix pomatia, Astacus fluviatilis und leptodactylus bestimmt die typische Curarewirkung gesehen haben.

Die Kontraktion der Muskelzelle muß wesentlich durch die Fibrillen veranlaßt werden. Das normale und metabole Zytoplasma ist flüssig und kann die Leistung der Muskelzelle nicht veranlassen. Daß die Membran der Muskelzelle die Kontraktion allein

besorgt, ist sehr unwahrscheinlich, da sie zu schwach wäre. So bleiben nur die Fibrillen. Es ist nachgewiesen, daß die Fibrillen bei der Kontraktion ihr Volumen nicht verändern. Engelmann (1873, S. 165) Schenk (1895, S. 53) Hürthle (1909, S. 43). Obgleich leider die Messungen nur an den Fibrillen + metabolem + normalem Zytoplasma gemacht sind, ist diese Angabe doch ziemlich bindend (vergl. Kap. X, 2f.).

Die Geschwindigkeit der Streckung und der Kontraktion ist sehr verschieden. So sagt Grützner (1904, S. 49): „Im allgemeinen ziehen sich die glatten Muskeln der Warmblüter in der ihnen zukommenden Temperatur viel schneller zusammen als die der kaltblütigen Wirbeltiere; aber auch unter den glatten Muskeln eines und desselben Geschöpfes gibt es große Verschiedenheiten.“ Am schnellsten kontrahiert der Sphincter iridis und Tensor chorioidea, langsamer die Muskeln sich in den Eingeweiden, am langsamsten die der Gefäße. Der glatte Pupillenmuskel zieht sich z. B. auf einen natürlichen Lichtreiz hin in Bruchteilen von einer Sekunde zusammen Grützner (1904, S. 49). Auch bei den quergestreiften Muskeln ergeben sich große Unterschiede. Gegenüber den verhältnismäßig langsam arbeitenden Skelettmuskeln zeigen die Flügelmuskeln der Insekten die höchsten Werte. So sagt Holmgren (1910, S. 284): „Die Hummeln bewegen ihre Flügel über zehnmal schneller als die Netzflügler oder mit zirka 300 Schlägen pro Sekunde, während die letztgenannten Tiere (Netzflügler) nur 29 Schläge in derselben Zeit machen.“ Und Verworn (1915, S. 296): „Die höchsten, ja geradezu erstaunlichen Werte erreicht die Geschwindigkeit der Muskelkontraktion bei den Flügelmuskeln mancher Insekten, z. B. der Mücken, von denen wie Marey gezeigt hat, 300—400 Kontraktionen in der Sekunde ausgeführt werden können.“ Wie diese erstaunlichen Leistungen möglich sind, darüber äußern sich z. B. Benda (1902, S. 219). „Man erwäge, daß z. B. die rapide Aufeinanderfolge der Kontraktion im Flügelmuskel der Insekten auch nur dann möglich ist, wenn der Muskel nach jeder Kontraktion sofort in den status quo ante zurückschnellt. Es erscheint mir nicht zweifelhaft, daß bei den quergestreiften Muskeln die jene Elastizität begründende Struktur wesentlich in der Fibrille selbst gelegen sein muß“ dagegen sagt Holmgren (1910, S. 293): „Man kann sich nämlich leicht davon überzeugen, daß bei der Tätigkeit der fraglichen Muskeln die einzelnen Muskelfasern eines und desselben Muskelfaszikels oder Muskelbündels nicht gleichzeitig tätig sind. Während gewisse Fasern in Kontraktion sich befinden, sind andere desselben Faszikels in Vorbereitung zu einer folgenden Aktivität. Durch diese Tatsache wird es uns möglich, einzusehen, wie die fraglichen Flügelmuskeln und auch wie das Myokardium der höheren Tiere ununterbrochen arbeiten können, ohne allzuschnell oder bezw. überhaupt ermüdet zu werden.“ Danach brauchten sie also gar nicht so sehr schnell zu arbeiten, da ja dieselbe „Faser“ nicht immer tätig ist. Aber die Kontraktion müßte doch die Schnelligkeit haben, wenn auch die Ausdehnung langsamer gehen könnte.

Uns ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Kontraktion nur durch eine Änderung der Struktur der Muskelfibrille eintritt, eben-

so die Erschlaffung. Auf diese Weise würde man leicht den Maximalleistungen der Schnelligkeit der Muskelfasern gerecht werden. Auch ist zu beachten, daß in den Muskelfibrillen alloplasmatische Gebilde vorliegen, wir also auch Mionen in denselben anzunehmen haben.

Es sind sehr verschiedene Theorien über die Muskelarbeit gemacht worden; selbstverständlich ist es, daß alle diejenigen, die der Morphologie, überhaupt den von uns aufgestellten Grundsätzen widersprechen, für uns unbrauchbar sind. Wir wollen nur die wesentlichsten Theorien anführen:

Elias Müller 1891 (Biedermann [1909, S. 154]), der die quergestreiften Muskelzellen aus kleinen kristallähnlichen Miscellen zusammengesetzt denkt (Disdiaklasten);

Verworn 1892 (Biedermann [1909, S. 155]), welcher die Muskelbewegung mit der Bewegung des Plasmas (Kontraktilität im allgemeinen) zusammenbringt;

Jensen 1900 (Biedermann [1909, S. 160]), der die Muskelfibrillen für flüssig hält (Oberflächenspannungstheorie).

Zu den Oberflächenspannungstheorien können wir noch rechnen:

Imbert, A., 1897 (Biedermann [1909, S. 177]);

Bernstein 1901 (Biedermann [1909, S. 182], Fürth [1918, S. 522]);

McDougall 1898 (Biedermann [1909, S. 181], Fürth [1918, S. 567]): Osmotische Kontraktionstheorie;

Zuntz 1911 (Fürth [1918, S. 532]): Osmotische Kontraktionstheorie, siehe auch die Entgegnung von W. N. Berg (1913, S. 195).

Wacker 1917 (Fürth [1918, S. 533]): Kohlensäuretheorie.

Engelmann 1893 und 1906 (Biedermann [1909, S. 183, 190, 205], Fürth [1918, S. 537, 541, 542]): Thermodynamische Quellungstheorie.

Pauli 1912: Säurequellungstheorie. Ähnlich sind:

Meigs, E. B. (1913, S. 497) und

Fürth (1918, S. 569).

Auf die Wärmebildung im Muskel, die im ganzen Muskel stattfindet (O. Frank [1904, S. 348], M. v. Frey [1909, S. 482], A. V. Hill [1916, S. 340], C. L. Evans und A. V. Hill [1918, S. 10]), sowie auf die bei der Reizung auftretenden Aktionsströme des Muskels, die wahrscheinlich im Zytoplasma ihren Ursprung haben (W. Pauli [1912, S. 364]) und die allgemeine Chemie der Muskelzelle, deren Sitz wir im Zytoplasma allein suchen müssen (Fürth [1918 im allg.], W. Pauli [1912, S. 362] Höber [1919, S. 299]) und die man wohl mit den Fibrillenzuckungen in Beziehung gebracht hat (z. B. Frey [1920, S. 48], Meyerhof [1920, S. 696], Fürth [1918, S. 568], E. Herzfeld und R. Klinger [1917, S. 1]), wollen wir uns nicht näher einlassen.

Nur über die Trophospongien (Holmgren) möchte ich zuerst noch einige Worte sagen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie Transportwege für den Sauerstoff sind. Der Muskel atmet anfangs mit dem freien Sauerstoff, aber später wahrscheinlich atmet er wesentlich intramolekular. Es ist nicht unmöglich, daß die Mionen aus den Molekülen nur unter Einwirkung von Sauerstoff entstehen.

Holmgren sagt über die Trophospongien nur folgendes (1908, S. 240): „Da die Trophospongien der Insektenmuskeln die periphersten Zweige der Tracheen ausmachen, die ja eine fundamentale Rolle bei den stofflichen Prozessen augenscheinlich zu erfüllen haben, so muß auch notwendigerweise gefolgert werden, daß die Trophospongien im Dienste der substantiellen Umsetzungen der Muskelzellen stehen, um so viel eher, als die Trophospongien die einzigen Teile der binnenzelligen Tracheenzweige sind, die in innigerer Beziehung zu den Muskelsäulchen und den denselben dicht angelagerten speziellen Sarkosomen stehen." Der Zusammenhang der Trophospongien mit den Tracheen läßt meiner Meinung nach nur die Deutung zu, daß die Trophospongien Wege für Luft, resp. Sauerstoff, in dem normalen Zytoplasma sind. Sie scheinen Kapillaren in dem normalen Zytoplasma zu sein, welche vielleicht von einem metabolisierten Häutchen begrenzt sind. Ebenso kann man die Trophospongien der Muskelzellen der Vertebraten als solche sauerstoffleitende Kanäle auffassen.

Die ergastischen Ante, welche wir in Kap. X, 2f beschrieben haben, sind wohl wesentlich Gebrauchsante.

h) Schluß der Besprechung der Muskelfibrille.

Scheinbar sind wir über die Schilderung des mikroskopischen Baues und der Physiologie der Muskelfibrille weit hinausgegangen und haben uns mehr der ganzen Muskelzelle zugewandt. Das wird aber in Zukunft stets so scheinen; denn reizbare Gebilde sind nur in Verbindung mit dem ganzen Protoplasten völlig zu verstehen. Hier mußten wir zuerst sogar die quergestreifte Fibrille sichtbar machen und von dem Säulchen unterscheiden, welches eine Komposition von Fibrillen und metabolisiertem Zytoplasma ist. Da unsere Kenntnis des Baues der Fibrille nur aus der des Säulchens stammt, so mußten wir uns mit dem metabolisierten Zytoplasma beschäftigen. Auch zur Erklärung der Bedeutung des Z-Streifens mußten wir ein genaues Studium des metabolisierten Zytoplasmas durchführen, ebenso des M-Streifens wegen. Das Gesagte soll und wird genügen, um zu zeigen, daß die Behandlung der Muskelfibrille nur so möglich war, wie es geschah. Völlig klar bin ich darüber, daß wir nur am Anfang unserer Kenntnis der Muskelfibrille stehen, daß ich manche Punkte, wie z. B. den Bau der kontrahierten Fibrille, vernachlässigt habe und das vieles noch sehr theoretisch ist. Immerhin werden wir auch auf dem theoretischen Gebiete wesentlich das Richtige getroffen haben, da unsere Schlüsse auf Grundlage der allgemeinen Morphologie und Physiologie gezogen wurden.

Schriftenverzeichnis
zu Kapitel VIII, IX und X.

Agduhr, E., Morphologischer Beweis der doppelten (plurisegmentalen) motorischen Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern bei den Säugetieren; Anatom. Anz., 49. Bd., 1916, S. 1.

—, —, Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern; Anatom. Anz., 52. Bd., Nr. 15, 1919, S. 273.

Apáthy, St., Kontraktile und leitende Primitivfibrillen; Mitteilungen a. d. zool. Station zu Neapel, 10. Bd., 1891—93, S. 356.

—, —, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mitteilung; 12. Bd., 1897, S. 495.

Amici, Osservazioni sulla circolazione del Succhionella Chara; Mem. di matem. e fisica della Società italiana, 8. Bd., 2. No., 1818.

Asai, Takeshiro, Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskulatur der Säugetiere; Archiv f. Mikr. Anatomie, Bd. 86, 1915, S. 8.

Baldwin, M., Muscle Fibres and Muscle Cells of the adult white Mouse Heart. Anatom. Anz., 42. Bd., 1912, S. 177.

—, —, The relation of muscle cell to muscle fibre in voluntary striped muscle; Zeitschr. f. allg. Physiol., 14. Bd., 1913, S. 130.

—, —, The relation of the sarcolemma to the muscle cells of voluntary vertebrate striped muscle fibres and its morphological nature; Zeitschr. f. allg. Physiol. 14. Bd., 1913, S. 146.

v. Bardeleben, K., Muskel und Nerv; Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 8. Bd., 1899, S. 112.

de Bary, Über den Bau und das Wesen der Zelle; Flora 1862, Bd. 22, S. 343.

— —, Die Myzetozoen, 2. Aufl., Leipzig 1864.

Battelli u. Stern, Biochemische Zeitschrift; 52. Bd., 1913, S. 226, 253.

Benda, Über den feineren Bau der glatten Muskelfasern des Menschen. Verh. d. Anatom. Ges. zu Halle. 1902, S. 214.

Berg, W. N., Die physikalisch-chemischen Grundlagen für eine Theorie der Muskelkontraktion. — Die Theorie von Zuntz. Pflügers Archiv, 149. Bd., 1913, S. 195.

Bernard Claude, Leçons sur les effets des substances toxiques et médicamenteuses, Paris 1857, S. 305ff.

Bernstein, Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz; Braunschweig 1902.

Berthold, Studien über Protoplasmamechanik; Leipzig 1886, S. 119.

Biedermann, Vergleichende Physiologie der irritablen Substanzen; Ergebn. d. Physiol. von Asher u. Spiro, 8. Bd., 1909.

Boehm, R., Curare und Curarealkaloide; Handbuch d. exp. Pharmakologie, Bd. 2, 1. Hälfte, 1920.

Boeke, S., Über eine aus marklosen Fasern hervorgehende 2. Art von hypolemmalen Nervenplatten bei den quergestreiften Muskelfasern der Vertebraten; Anatom. Anz., 35. Bd., 1910, S. 481.

—, —, Die motorische Endplatte bei den höheren Vertebraten, ihre Entwicklung, Form und Zusammenhang mit der Wurzelfaser; Anatom. Anz., 35. Bd., 1910, S. 193.

—, —, Über die Regenerationserscheinungen bei der Verheilung von motorischen und sensiblen Nervenfasern, vorläufige Mitteilung; Anatom. Anz., 43. Bd., 1913, S. 366.

—, —, Die doppelte (motorische und sympathische) Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Anatom. Anz., 44. Bd., 1913, S. 343.

Bokorny, Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener Substanzen bei Algen und Infusorien; Pflüger's Archiv f. Physiol., 64. Bd. 1896, S. 262.
Botezat, E., Fasern u. Endplatten von Nerven, 2. Art in den gestreiften Muskeln der Vögel; Anatom. Anz., 35. Bd., S. 396.
Bottazzi, Das Zytoplasma und die Körpersäfte; Handbuch d. vergleichenden Physiologie, Bd. 1, 1911, S. 1.
Bower, F. O., On Plasmolysis and its bearing upon the relations between cell wall and protoplasm; Quaterly Journal of Microscop. Science, New Ser., Bd. 23, 1883, S. 151.
Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen; Berichte d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. in Berlin 1852, S. 220 und ebenda, 1853, S. 45.
Bremer, Über die Endigung der markhaltigen und marklosen Nerven im quergestreiften Muskel; Archiv f. mikr. Anatomie, 21. Bd., 1882, S. 165.
Brück, Arthur, Die Muskulatur von Anodonta cellensis; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie., 110. Bd., 1914, S. 481.
Brücke, Die Elementarorganismen; Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44. Abt. 2, S. 381.
—, Pflanzenphysiologische Abhandlungen; Leipzig 1898, S. 54.
Brüel, Zelle und Zellteilung, Handwörterbuch d. Naturwissensch., Jena, Fischer, 10. Bd., 1914, S. 807.
Buglia, G., Azione del calore sui colloidi proteici; Archiv di Fisiol., Vol., 1910, S. 281.
Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 30. Bd., 1878, S. 205.
—, Untersuchungen über mikroskropische Schäume und das Protoplasma; Leipzig 1892.
Cajal, S. R., Contribución al estudio de la estructura de las placas motrices. Trabajos del Laboratorio de investigaciones biol. de la Universidad de Madrid, P. 3, 1904.
Carnoy, S. B., La biologie cellulaire, Liege 1884.
Casper, A., Die Körperdecke und die Drüsen von Dytiscus marginalis L.; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 107. Bd., 1913, S. 387.
Chodat et Boubier, A. M., Sur la plasmolyse et la membrane plasmique; Journal de Botanique, Bd. 12, 1898, Nr. 8, S. 118.
Cienkowsky, L., Das Plasmodium; Jahrb. f. wissensch. Bot., 3. Bd., 1863, S. 400.
Clavalie, Recherches microscopiques sur la localisation de l'emprisonnement par le Curare. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 55, 615, 1903.
Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen; 1. Bd., 2. Aufl., 1913.
Dale, A. und Mines, G. R., The action of acids on skeletal muscle; Journal of Physiol., Vol. 42, 1911.
Debski, Bronislaw, Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis; Pringsheims Jahrbücher, 30. Bd., 1897, S. 227.
—, —, Weitere Beobachtungen an Chara fragilis; Jahrb. f. wissensch. Bot., 32. Bd., 1898, S. 635.
Degen, Albert, Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasma; Bot. Ztg., 63. Bd., 1905, S. 160.
Dehneke, C., Einige Beobachtungen über den Einfluß der Präparationsmethode auf die Bewegung des Protoplasmas der Pflanzenzelle; Flora, 64. Bd., 1881, S. 8.
Doflein, Fr., Zell- und Protoplasmastudien. II. Untersuchung über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden; Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie usw., 39. Bd., 1916.
Dogiel, A. S., Methylenblautinktion der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien; Archiv f. mikr. Anatomie, 35. Bd., 1890.
Duesberg, J., Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo; Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. zu Gießen, 1909, S. 123.
—, —, Les chondriosomes des cellules embryonaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles avec quelgues observations sur le développement des fibres musculaires striées; Archiv f. Zellforschung, 4. Bd., 1910, S. 602.
—, —, Trophospongien und Golgischer Binnenapparat (Referat); Anatom. Anz., 46. Bd., Erg.-Heft, 1914, S. 11.

Ebbecke, U., Wirkung allseitiger Kompression auf den Froschmuskel; Pflügers Archiv, 157. Bd., 1914. S. 79.
Eberth, Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien; Virchows Arch., 35. Bd., 1866.
Ebner, V. v., Über den feineren Bau der Flügelmuskelfasern der Insekten; Anz. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Klasse 1918, S. 108.
Enderlein, G., Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln; Arch. Mikr. Anatom., 55. Bd., 1910.
Engelmann, Th. W., Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. 2. Artikel: Die tätige Muskelsubstanz; Pflügers Arch., 7. Bd., 1873, S. 155.
—, W., Kontraktilität und Doppelbrechung; Pflügers Arch., 11. Bd., 1875, S. 432.
—, Ph. W., Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung; Hermann's Handbuch der Physiologie, 1. Bd., 1. Teil; Handbuch der Physiologie der Bewegungsapparate; Leipzig 1879, S. 343.
—, Über den Bau der quergestreiften Substanz an den Enden der Muskelfasern; Pflügers Arch., 26. Bd., 1881, S. 531.
—, Ph. W., Über den Ursprung der Muskelkraft; Leipzig 1893, 2. Aufl.
—, Zur Theorie der Kontraktilität; Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissenschaften, Jahrg. 1906, S. 694.
Evans, C. L., u. Hill, A. v., The relation of lenght to tension development and heat production on contraction in muscle; Journal of Physiology, Vol. 49, 1918, S. 10.
Ewart, A. J., On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants, Oxford 1903.
Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle; Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 56, 1915, S. 1.
—, —, Untersuchungen über isotonische Koeffizienten; Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 57, 1917, S. 553.
Fol, H., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie; Leipzig, W. Engelmann, 1896.
Föttinger, Onderzoekingen ged. in het physiologisch. Laborat. der Utrechtsche Hoogschool 5. Bd., S. 293, 1880.
Frank, O., Thermodynamik des Muskels; Ergebn. d. Physiol. (Asher u. Spiro), 1904, S. 348.
Frankfurter, W., Die Wirkung der Querdurchströmung auf den kontrahierten Muskel; Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1914, S. 432.
Franz, A. W., Das Problem der uni- oder multizellulären Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern (speziell untersucht an Isopoden u. Urodelen); Arch. f. mikroskop. Anatomie, 87. Bd., I. Abt., 1916.
Frey, E., Die Wirkungen von Gift- und Arzneistoffen; Berlin 1921.
Frey, M. v., Sitzungsbericht der Physik. Medizin. Gesellsch. zu Würzburg, 16. Dezember 1909.
Fürth, O. v., Kolloidchemie des Muskels und ihre Beziehungen zu den Problemen der Kontraktion und der Starre; Ergebn. Physiol., 17. Jahrg., 1918.
Gardiner, D., On the continuity of the Protoplasm through the walls of vegetable cells; Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg, 3. Bd., 1884, S. 52.
Garten, J., Wird die Funktion der markhaltigen Nerven durch Curarin beeinflußt. Arch. f. exp. Pathol., 68. Bd., 1912, S. 243.
Gessler, H., Die motorische Endplatte und ihre Bedeutung für die periphere Lähmung; Leipzig 1885.
Godlewski, E. jun., Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere; Arch. f. mikroskop. Anatomie, 60. Bd., 1902.
Grosse-Allermann, W., Studien über Amoeba terricola Greeff.; Arch. f. Protistenkunde, 17. Bd., 1909, S. 303.
Grützner, Die glatten Muskeln; Ergebn. der Physiol., 2. Abt., 1904.
—, Über die Wirkung einiger chemischer Stoffe auf quergestreifte Muskeln; Wien. med. Wochenschr., 66. Jahrg., 1916, S. 511.
Gruber, Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden; Biol. Centralbl., 6. Bd., 1886, S. 5.
Gutherz, S., Zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion; Arch. f. mikr. Anat., 75. Bd., 1910, S. 209.

Häggqvist, Gösta, Über die Entwicklung der quergestreiften Myofibrillen beim Frosche; Anatom. Anz., 52. Bd., 1920, S. 389.
—, —, Wie überträgt sich die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen; Anatom. Anz., 53. Bd., 1920, S. 273.
Häusel, S., Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren; Zool. Jahrb., Bd. 36, Anatom. Abt., 1913, S. 465.
Hansteen-Cramer, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu Bodensalzen. III. Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand lebender Zellen; Jahrb. f. wissensch. Bot., 53. Bd., 1914, S. 536.
—, Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 73. Bd., 1919, S. 380.
Hanstein, Über die Bewegungserscheinungen des Zellkerns in ihrer Beziehung zum Protoplasma; Verhandlungen des natur-historischen Vereines d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 27. Bd., 1880, Sitzungsber. S. 217.
Hauptfleisch, Untersuchung über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen; Jahrb. f. wissensch. Bot., 24. Bd., 1892, S. 175.
Hecht, Karl, Studien über den Vorgang der Plasmolyse; Diss. 1912.
Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma; Arch. f. mikr. Anatomie, 43. Bd., 1894.
—, Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen; Sitzungsbericht der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, Jahrg. 1897.
—, Struktur der kontraktilen Materie I; Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 8. Bd., 1898 (erschienen 1899), S. 1.
—, —, Struktur der kontraktilen Materie II; Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 10. Bd., 1900 (erschienen 1901), S. 115.
—, —, Plasma und Zelle, 2. Teil, 1911.
—, —, Über die Entstehung der quergestreiften Muskelsubstanz bei der Forelle; Beiträge zur Teilkörpertheorie II; Archiv f. mikr. Anatom., 83. Bd., 1913, S. 427.
—, —, Über die Teilkörpernatur der Fibrillen und Säulchen in der Muskulatur des Forellenembryos; Anatom. Anzeiger, 44. Bd., 1913, S. 251.
—, —, Über die Noniusfelder der Muskelfaser; Anatom. Hefte, 56. Bd., 1919, S. 323.
Helmholtz, Vorlesungen über theoretische Physik; 6. Bd., Wärme 1903, S. 259.
Henneguy, F., Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes; C. R. Assoc. Anat., 8 Réunion 1906.
van Herwerden, M. A., Über das Verhältnis zwischen Sehnen- und Muskelfibrillen; Anatom. Anz., 44. Bd., 1913, S. 193.
Herzfeld, E., u. Klinger, K., Chemische Studien zur Physiologie und Pathologie. VII. Die Muskelkontraktion; Biochem. Zeitschr., 94. Bd., 1919, S. 1.
Hill, A. W., Die Beziehungen zwischen der Wärmebildung und dem im Muskel stattfindenden chemischen Prozesse; Ergebn. der Physiol., 1916, S. 340.
Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe; Leipzig u. Berlin 1914, 4. Aufl.
—, Lehrbuch der Physiologie des Menschen; 1919.
Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen; Jena, 1898.
Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma; Jen. Zeitschr. f. Naturw., 17. Bd., 1889.
Hoffmann, P., Über die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im quergestreiften Muskel bei Kontraktion und Ruhe; Zeitschr. f. Biologie, 59. Bd., 1912, S. 1.
Hofmann, F. B., Zur Theorie der Muskelkontraktion; Ber. d. naturw. med. Vereins Innsbruck, 30. Jahrg., 1907, S. 131.
—, —, —, Nervenendorgan und Muskelfaser; Med. Klinik 1909, 38/39.
—, — — u. Blaas, E., Untersuchungen über die mechanische Reizbarkeit der quergestreiften Skelettmuskeln; Arch. f. d. ges. Physiol., 125. Bd., 1908, S. 137, u. Med. Klinik 1909, Nr. 38 u. 39.
Hofmeister, W., Über die Mechanik der Bewegungen des Protoplasma. Ein Vortrag in der botanischen Sektion der Versammlung deutscher Naturforscher im Herbst 1864 zu Gießen; Flora 1865, S. 11.
—, Die Lehre von der Pflanzenzelle; Handbuch der physiol. Bot., 1. Bd., Leipzig 1867.
Holmgren, E., Über die Sarkoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern; Anatom. Anz., 31. Bd., 1907.

Holmgren, E., Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern Skand. Arch. f. Physiol., 21. Bd., 1908.
—, Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern; Arch. f. mikr. Anatomie, 75. Bd., 1910.
—, —, Von den Q- und J-Körnern der quergestreiften Muskelfasern; Anatom. Anz., 44. Bd., 1913, S. 225.
Hooker, Davenport, The development and function of voluntary and cardiac muscle in embryos without nerves; Journal of Experimental Zoology, Vol. 11, 1911.
Hürthle, R., Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von Hydrophilus im ruhenden und tätigen Zustand; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., 126. Bd., 1909, S. 1.
Israel, Über einige eigenartige Kontraktionserscheinungen bei Pelomyxa palustris; Arch. f. mikr. Anatom., 44. Bd., 1895, S. 228.
Jakob, Friedrich, Studium der Protoplasmaströmung; Diss. Jena 1913.
Jennings, Contributions to the study of the behavior of lower organisms; 6. The movements and reactions of Amoeba. Carnegie Inst. Washington Publication No. 16.
Jensen, P., Untersuchung über Protoplasmamechanik; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., 87. Bd., 1901, S. 361.
—, Die Protoplasmabewegung; Ergebn. d. Physiol. (Asher u. Spiro), 1. Bd., II. Abt., 1902, S. 1.
—, Allgemeine Physiologie der Bewegung; Handwörterbuch d. Naturwissensch., 1. Bd., 1912, S. 1070.
—, Weitere Untersuchungen über die thermische Muskelreizung; Pflügers Arch., 160. Bd.. 1915, S. 333.
Kielisch, Jul., Beiträge zur Kenntnis der Insektenmuskeln; Zoolog. Jahrb., 40. Bd., Anatom. Abt., 1918, S. 515.
Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle; Unters. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen 1886—1888, Heft 2, S. 489.
Klein, On the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the nerf; Quart. journ. micr. science (N. S.), Vol. 19, 1879, S. 417.
Klemm, P., Desorganisationserscheinungen der Zelle; Pringsheims Jahrb., 28. Bd., 1895, S. 627.
Kölliker, A., Note sur l'action du curare sur le système nerveux; Compt. rend. de l'Acad. des Sc., 43. Bd., 1856, S. 791.
—, —, Kontraktile Faserzellen mit fibrillärem Bau beim Menschen; Sitzungsber. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, 1882, S. 66.
—, —, Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 47. Bd., 1888, S. 689.
Kolmer, Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen an der Peripherie; Anatom. Anz., 37. Bd., 1905, S. 416.
Kopyloff, G., Versuche über Säurekontrakturen an quergestreiften Muskeln; Pflügers Arch., 153. Bd.,, 1913, S. 219.
Krause, W., Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser; Zeitschr. f. rationelle Medizin (Henle u. Pfeuffer), 3. Reihe, 23. Bd., 1868, S. 265.
—, Die Kontraktion der Muskelfaser; Arch. f. d. ges. Physiol., 17. Bd., 1873.
Kühne, W., Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität; Leipzig 1864.
—, Zur Histologie der motorischen Nervenendigung; Untersuch. a. d. physiol. Inst. Heidelberg, 2. Bd., 1882, S. 187.
—, Über die doppelsinnige Leistung vermittelst der Nerven; Zeitschr. f. Biol., 22. Bd., 1886, S. 305.
—, Neue Untersuchungen über motorische Nervenendigung; Zeitschr. f. Biol., 23. Bd., 1887, S. 66.
Küster, E., Über die Verschmelzung nackter Protoplasten; Ber. d. Deutsch. Bot Gesellsch., 1909, S. 589.
—, —, Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse; Zeitschr. f. Bot., 2. Bd., S. 689.
Labbé, A., Sur la continuité fibrillaire des cellules épitheliales et des muscles chez les Nebalia; C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 135, 1902.
Langley, S. N., On Nerve Endings and on Special Excitable Substances in Cells; Proceed. of the Royal Society, B., Vol. 78, 1906, S. 170.

Langley, S, N, On the contraction of muscle chiefly in relation to the presence of „receptive" substances Part. I; Journal of Physiology, Vol. 36, S. 347, 1907, Part. II, 1908, Part. III, 1908, Part. IV, 1909.
—, —, —, On degenerative changes in the nerve endings in striated muscle, in the nerve plexus on arteries, and in the nerve fibres of the frog.; Journal of Physiology, Vol. 38, 1909, S. 504.
—, —, —, The action of salts on the neural and non-neural region of muscle; Journ. of Physiol., XLII, 4, 1911.
Lapicque, L. u. M., Action du Curare sur les muscles d'animaux divers; Compt. rend. de la Soc. de Biol., Tome 68, 1907, S. 10, 1910.
Lenhosséк, M. v., Das Mikrozentrum der glatten Muskelzellen; Anatom. Anz., 16. Bd., 1899, S. 334.
Lepeschkin, Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 26. Bd., 1908, S. 198.
—, Zur Kenntnis der Plasmamembran I; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 28. Bd., 1910a, S. 91.
—, Zur Kenntnis der Plasmamembran II; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 28. Bd. 1910b, S. 383.
Lewis, M. R., Rhytmical contraction of the skeletal muscle tissue observed in tissue cultures; Americ. Journ. of Physiol., Vol. 38, 1, S. 153.
London, E. S., Zur Lehre von dem feineren Bau des Nervensystemes; Arch. f. mikr. Anatomie, 66. Bd., 1905, S. 111.
Mac Gill, Caroline, Fibroglia fibrils in the intestinal wall of Necturus and their relation to Myofibrils; Intern. Monatsschr., 25. Bd., 1908.
Marceau, Fr., Note sur la structure et le mode de contraction des muscles adducteurs des Lamellibranches; Bulletin de la Soc. d'hist. naturelle du Doubs 1904.
Marcus, H., Über die Struktur einer glatten Muskelzelle und ihre Veränderung bei der Kontraktion; Anatom. Anz., 44. Bd., 1913, S. 241.
—, —, Über die Struktur der Muskelsäulchen; Anatom. Anz., 45. Bd., 1914, S. 4.
Maurer, F., Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Phylogenie der quergestreiften Muskelfaser; Morphol. Jahrb., 21. Bd., 1894, S. 473.
—, Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre; Leipzig 1915.
—, —, Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen; Anatom. Anz., 52. Bd., 1920, S. 410.
—, —, Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés; Thèse Paris 1903.
Mayer, A., Versuche zur Frage der thermischen Erregung; Zeitschr. f. Biol., 57. Bd., 1912, S. 507.
Marshall, C. F., Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom; and a theory of muscular action; Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 28, 1887, p. 75.
Meigs, E. B., A mechanical theory of muscular contraction; American. Journal of Physiol., Vol. 14, 1905.
—, —, —, The Structure of the Element of Cross-striated Muscle, and the Changes of Form which it undergoes during Contraction; Zeitschr. f. allg. Physiol., 8. Bd.. 1908, S. 81.
—, —, —, Contributions to the general Physiology of smooth and striated muscle; The Journal of exper. Zool., Vol. 13, 4 p., 497.
Meisenheimer, Die Weinbergschnecke 1912, S. 36.
Merkel, Fr., Der quergestreifte Muskel; Arch. f. mikr. Anatomie, 8. Bd., 1872, S. 244.
—, —, Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes; Anatom. Hefte, 1. Abt., 38. Bd., 1909.
Meyer, Arthur, Die Plasmaverbindungen und die Membran von Volvox globator, aureus u. tertius, mit Rücksicht auf die tierische Zelle; Bot. Ztg. 1896, S. 187.
—, —, Erstes mikroskopisches Praktikum; Jena, 1. Aufl., 1898, 2. Aufl. 1907, 3. Aufl. 1915.
Meyerhoff, O., Zur Verbrennung der Milchsäure in der Erholungsperiode des Muskels; Pflügers Arch., 175. Bd., 1920, S. 88.
Miura, M., Untersuchungen über die motorischen Nervenendigungen der quergestreiften Muskelfasern; Virchows Arch., 123. Bd., 1885.
Mlodowska, J., Zur Histogenese der Skelettmuskeln; Bulletin international de l'Académie des sciences de Cracovie, Math. naturwissensch. Klasse, 1908, S. 145.

Müller, Elias, Theorie der Muskelkontraktion; 1. Teil, 1891.
Moore, and Roaf, H. E., On the equilibrium between the cell and its environment in regard to soluble constituents, with special reference to the osmotic equilibrium of the red blood corpuscle; Biochem. Journ., Vol. 3, 1907, S. 55.
Moroff, Th., Über die Entwicklung des Muskelgewebes bei Crustaceen; Zoolog. Jahrb., Anatom. Abt., 34. Bd., 1912, S. 559.
Nägeli, C., Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Zürich 1855.
—, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik; 2. Heft, Leipzig 1860.
Nasse, O., Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz; Leipzig 1882.
Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz; Biol. Centralbl., 23. Bd., 1903, S. 281.
Oswald, W., Grundriß der Kolloidchemie; Dresden 1909.
Overton, E., Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle; Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellsch. in Zürich, 40. Bd., 1895, S. 159.
—, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle; Jahrb. f. wissensch. Bot., 34. Bd., 1900, S. 669.
—, W. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen; Jahrb. f. wissensch. Bot. 33. Bd., 1899, S. 221.
Pauli, W., Über den Zusammenhang von elektrischen, mechanischen und chemischen Vorgängen im Muskel; Kolloidchemische Beihefte (Erg.-Heft zur Kolloid-Zeitschr.), 3. Bd., 1911—1912, S. 361.
Peterfi, Tib., Untersuchungen über die Beziehungen der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen; Arch. Mikr. Anatomie, 83. Bd., 1913, S. 1.
Perroncito, A., Sulla terminazione dei nervi nei muscoli a fibre striate; Boll. della Soc. med. chir. di Pavia 1901.
—, —, Studi ulteriori sulla terminazioni dei nervi nei muscoli a fibre striate; Boll. della Soc. med. chir. di Pavia 1902.
Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen; Leipzig 1877.
—, Pflanzenphysiologie; 1. Aufl., 1. Bd., Leipzig 1881.
—, Pflanzenphysiologie; 1. Aufl., 2. Bd., Leipzig 1881.
—, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen; Untersuchungen aus dem Bot. Inst. zu Tübingen, 2. Bd., 1886—1888, S. 179.
—, —, Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper; Abhandlungen d. math.-physik. Klasse d. Kgl. Sächsisch. Gesellsch. d. Wissensch., 16. Bd., 1890a.
—, —, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge; Abhandlungen d. mathem.-physik. Klasse der Kgl. Sächsisch. Gesellsch. d. Wissensch., 16. Bd., 1890b, Nr. 2, S. 187.
—, Pflanzenphysiologie; 2. Aufl., 1. Bd., Leipzig 1897.
—, Pflanzenphysiologie; 2. Aufl., 2. Bd., Leipzig 1904.
Piper, H., Elektrophysiologie menschlicher Muskeln, 1912.
Ponomarewa, J., Über den Zusammenhang zwischen Sarkolemm und Muskelfaser und dem Streifen Z; Pflügers Arch., 138. Bd., 1912, S. 141.
Prenant, A., Documents sur l'histophysiologie des cellules musculaires; Livre jubilaire du Professeur Ch. Richet, 1912.
Pringsheim, N., Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle; Berlin 1854.
Prowazek, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie; Biol. Centralbl., 21. Bd., 1901, S. 87 u. 144.
—, Zur Regeneration der Algen; Biol. Centrabl., 27. Bd., 1907, S. 737.
Pump, W., Über die Muskelnetze der Mitteldarmdrüse von Crustaceen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Streifen Z und M der quergestreiften Muskelfasern; Arch. Mikr. Anatomie, 85. Bd., 1914, S. 167.
Quincke, G., Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen; Sitzungsber. Ak. Wissensch. Berlin, 34. Bd., 1888, S. 791.
—, Doppelbrechung der Gallerte beim Aufquellen und Schrumpfen; Sitzungsber. der Berliner Akad., 1904.
Rabl, C., Über Zellteilung; Anatom. Anz., 1889, S. 21.
Regaud-Favre, Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs des muscles striés squelettaux. Revue générale d'Histologie, Lyon-Paris 1904 bis 1905, S. 1.

Reinke, J., Kreisen galvanische Ströme in lebenden Pflanzenzellen? Arch. f. d. ges. Physiologie, 27. Bd., 1882, S. 140.
Renaut, Note sur les disques accessoires des disques minces dans les muscles striés; Compt. rend. de l'Acad. des Sc., 85. Bd., 1877, S. 964.
Retzius, Gustaf, Biologische Untersuchungen; Neue Folge I., Stockholm 1890.
—, —, Biologische Untersuchungen; Neue Folge III, 1892.
Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle; Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, 7. Bd., 1898, S. 103.
—, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes; Zeitschr. f. allg. Physiol., 1. Bd., 1902,.
—. Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben; Zeitschr. f. wissensch. Zool., 83. Bd., 1905.
—, Die anomogene Oberflächenspannung des lebenden Zelleibes; Anatom. Hefte, 1. Abt., 27. Bd., 1905a, S. 823.
—, Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition; Ergebn. d. Expedition der Humboldt-Stiftung, 3. Bd., 1909, S. 255.
Rollett, A., Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern, I; Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 49. Bd., S. 81, 1885.
—, —, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern, II; Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 51. Bd., S. 23, 1886.
—, —, Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens (Hippocampus antiquorum) und über die Muskelstruktur im allgemeinen; Arch. f. mikr. Anatomie, 32. Bd., 1888.
—, Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens und über Muskelstrukturen im allgemeinen; Arch. f. mikr. Anatomie, 37. Bd., 1891, S. 654.
—, —, Über die N-Streifen (Nebenscheiben), das Sarkoplasma und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern; Arch. f. mikr. Anatomie, 37. Bd., 1891.
—, —, Über die Kontraktionswellen und ihre Beziehung zu der Einzelzuckung bei den quergestreiften Muskelfasern; Arch. f. d. ges. Physiol., 52. Bd., 1892 S. 201.
Romeis, B., Das Verhalten der Plastosomen bei der Regeneration; Anatom. Anz. 45. Bd., 1913, S. 1.
Rossi, E., Über die Beziehungen der Muskelstarre zur Eiweißgerinnung und zur chemischen Muskelreizung; Zeitschr. f. Biol., 56. Bd., 1911, S. 253.
Rouget, Ch., Mémoire sur les tissus contractiles et la contractilité; Journ. de la phys., 6. Bd., 1863.
Ruhland, W., Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut; Jahrb. f. wissensch. Bot., 46. Bd., 1908, S. 1.
—, —, Die Bedeutung der Kolloidnatur wässeriger Farbstofflösung für ihr Eindringen in lebende Zellen; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 26a, 1908a, S. 772.
—, —, Die Plasmahaut als Ultrafilter bei der Kolloidaufnahme; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 30. Bd., 1912, S. 139.
—, —, Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut; Jahrb. f. wissensch. Bot., 51. Bd., 1912a, S. 376.
—, —, Kolloidchemische Protoplasmastudien; Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Kolloide, 12. Bd., 1912b, S. 113.
—, —, Zur Kritik der Lipoid- und der Ultrafiltertheorie der Plasmahaut nebst Beobachtungen über die Bedeutung der elektrischen Ladung der Kolloide für die Vitalaufnahme; Biochemische Zeitschr. 45. Bd., 1913.
—, —, Weitere Untersuchungen zur chemischen Organisation der Zelle; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 31, 1913a, S. 553.
—, —, Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle; Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, 54. Bd., 1914, S. 391.
Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen I., Calcituba polymorpha; Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 59. Bd., 1895.
Schenk, F., Physiologisches Praktikum; Stuttgart 1895, S. 53.
Schiefferdecker, P., Muskeln und Muskelkern; Leipzig, 1909, S. 317.
Schlater, Gustav, Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe. I. Die Myofibrille des Hühnerembryos; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 66. Bd., 1905, S. 440.
Schleicher, Die Knorpelzellteilung; Arch. f. mikr. Anatomie, 16. Bd., 1879, S. 248.
Schmidt, E. W., Das Verhalten von Spirogyrazellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 32. Bd., 1914, S. 35.

Schneider, R. E., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere; Jena 1902.
Schockaert, Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés; Arch. de Biol., 24, 1908.
Schubotz, H., Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus; Arch. f. Protistenkunde, 6. Bd., 1905, S. 1.
Schultz, Eugen, Die Hyle des Lebens; Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, 21. Bd., 1915, S. 215.
—, P., Die glatte Muskulatur der Wirbeltiere; Arch. f. Anatom. u. Phys., Physiolog. Abt., 1895, S. 517.
Schultze, M., Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen; Leipzig 1863, S. 64.
—, O., Die Kontinuität der Muskelfibrillen und der Sehnenfibrillen; Anatom. Anz., 38. Bd., Erg.-Heft 1911, S. 65.
—, —, Zur Kontinuität von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen; Anatom. Anz., 44. Bd., 1913, S. 193 u. 477.
Schulze, F. E., Rhizopodenstudien; Arch. f mikr. Anatomie, 9. Bd., 1875, S. 329.
Schwenker, G., Über Dauerverkürzung quergestreifter Muskeln, hervorgerufen durch chemische Substanzen; Pflügers Arch., 157. Bd., S. 371.
Secher, K., Über Kunstprodukte in mikroskopischen Präparaten quergestreifter Muskelfasern; Anatom. Anz., 46. Bd., 1914, S. 653.
Stamm, R., Om Musklernes Befäcstelse til det ydre Skelet hos Leddyrene; Dansk. Vid. Selsk. Skr. naturv. math.-Afd., (7) Vol. 1, 1904.
—, —, Über die Muskelinsertion und das Chitin bei den Arthropoden; Anatom. Anz., 34. Bd., 1909.
Strasburger, E., Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen; Pringsheims Jahrb., 30. Bd., 1901, S. 493.
—, —, Chromosomenzahl, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung; Pringsheims Jahrb., 45. Bd., 1908, S. 479.
—, Einiges über Characeen und Amitose; Wiesner-Festschrift, Wien, 1908a, S. 24.
Svartz, Nauna, Studien über quergestreifte Muskulatur beim Menschen, mit besonderem Bezug auf die Nahrungsaufnahme der Muskelfasern; Anatom. Anz., 45. Bd., 1914, S. 538.
Tello, Fr., Terminaciones en los músculos estriados. Trabajos del Laboratorio de investig. biol. de la Univers. de Madrid, T. 3, 1904.
—, —, Dégénération et régénération des plaques motrices après la section des nerfs; T. 5, 1907.
v. Thannhoffer, Arch. f. mikr. Anatomie, 21. Bd., 1882, S. 26.
Thulin, Ivar, Morphologische Studien über die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern; Skandinav. Arch. f. Physiol., 22. Bd., 1909.
—, —, Über Kunstprodukte in mikroskopischen Präparaten quergestreifter Muskelfasern; Anatom. Anz., 46. Bd., 1914, S. 23.
—, —, Ist die Grundmembran eine regelmäßig vorkommende Bildung in den quergestreiften Muskelfasern? Arch. f. mikr. Anatomie, 86. Bd., 1915, S. 318.
Townsend, Chr. O., Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut; Jahrb. f. wissensch. Bot., 1897.
Velten, W., Über die Verbreitung der Protoplasmabewegungen im Pflanzenreiche; Bot. Ztg., 30. Bd., 1872, S. 652.
—, —, Bewegung und Bau des Protoplasmas; Flora 56. Bd., 1873, S. 81.
—, Aktiv oder Passiv; Österreichisch. Bot. Zeitschr., 26. Bd., 1876, S. 76.
—, Die physikalische Beschaffenheit des pflanzlichen Protoplasmas; Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der K. Akad. d. Wissensch., Wien, 73. Bd., 1. Abt., 1876, S. 131.
—, Einwirkung strömender Elektrizität auf die Bewegung des Protoplasma, auf den lebendigen und toten Zellinhalt, sowie auf materielle Teilchen überhaupt; Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der K. Akad. d. Wissensch., Wien, 73. Bd., 1. Abt., 1876, S. 343.
Verworn, M., Psycho-physische Protistenstudien; Jena 1889.
—, Die Bewegung der lebendigen Substanz; Jena 1892.
—, Allgemeine Physiologie; 6. Aufl., 1915.
Verzár, Fritz, Über die Anordnung der glatten Muskelzellen im Amnion des Hühnchens; Intern. Monatsschr. f. Anatomie u. Physiologie, 24. Bd., 1908, S. 292.
—, —, Über glatte Muskelzellen mit myogenem Rhythmus; Pflügers Arch., 158. Bd., 1914, S. 419.

Verzár Fritz, u. Felter, M., Untersuchungen zur Theorie der sogenannten Veratrinkontraktion; Pflügers Arch., 158. Bd., S. 421.
Viehoever, Arno, Botanische Untersuchung harnstoffspaltender Bakterien; Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, 2. Abt., 39. Bd., 1913.
Vogt, W., Über Zellbewegungen und Zellgenerationen bei der Gastrulation von Triton cristatus; 1. Teil: Untersuchung isolierter lebender Embryonalzellen; Anatom. Hefte 1. Abt., 48. Bd., 1913.
Vouk, Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien; 2. Teil: Studien über die Protoplasmaströmung; Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-nat. Klasse, 88. Bd., 1912, S. 653.
de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft; Jahrb. f. wissensch. Bot., 14. Bd., 1884, S. 427.
—, —, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen; Jahrb. f. wissensch. Bot., 6. Bd., 1885. S. 465.
Wackwitz, Julius, Beiträge zur Histologie der Mollusken-Muskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden; Zoolog. Beitr., 3. Bd., 1892, S. 129.
Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle; Jahrb. f. wissensch. Bot., 19. Bd., 1888, S. 423.
Wallich, Further observations on an undescribed indigenous Amoeba; Ann. Mag. Nat. Hist., 3. Ser., Vol. 9, 1863, S. 365.
Wege, W., Über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an Asellus aquaticus; Zool. Anz., 35. Bd., 1909.
—, —, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus; Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., 30. Bd., 1911, S. 1.
Went, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung; Jahrb. f. wissensch. Bot., 19. Bd., 1888, S. 295.
—, Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen; Jahrb. f. wissensch. Bot., 21. Bd., 1890, S. 290.
Wiegand, A., Studien über die Protoplasmaströmung in der Pflanzenzelle; Bot. Hefte, Heft 1, 1885, S. 169.
Wieler, A., Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen; Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 5. Bd., 1887, S. 375.
Zangger, H., Über Membranen und Membranfunktionen; Ergebn. d. Physiol., 7. Jahrg., 1908, S. 99.
Zimmermann, R. W., Über den Bau der Herzmuskulatur; Arch. Mikr. Anatomie, 75. Bd., 1910, S. 40.

XI. Die Chromatophoren (Plastiden).

1. Die Autoplasten[1]). (Fehlt. Cl.)

2. Die Leukoplasten. (Fehlt. Cl.)

3. Die Chromoplasten[2]).

A. Allgemeines.

Ich habe schon 1882 (Meyer 1883, S. 2) gesagt, daß ich die bekannten Farbkörper Chromoplasten nennen will. Auf S. 8 u. f. (Meyer 1883) bespreche ich diejenigen Metamorphosen der Chlorophyllkörner, die zu den Chromoplasten zu rechnen sind, genauer. Es erscheint mir nicht unzweckmäßig, auch weiterhin alle farbigen Plastiden, welche nicht assimilieren, als Chromoplasten zusammenzufassen. Wir können wohl auch als typische Chromoplasten alle die Plastiden bezeichnen, welche ein farbloses Plastoplasma und gefärbte Einschlüsse besitzen.

Wir dürfen aber nicht vergessen, daß diese Gruppe eine künstliche ist, nur dazu bestimmt, den Überblick über die Plastiden zu erleichtern. Wir wissen, daß die Plastiden eine durch Übergänge überall verbundene Reihe bilden. So ist es auch eine leicht zu verstehende Tatsache, daß wir in der Natur Plastiden finden, welche Chlorophyll enthalten, und deshalb wohl auch assimilieren, welche aber zugleich durch gelbe oder rote Einschlüsse des grünlich und homogen tingierten Plastoplasmas gelb oder rot gefärbt erscheinen. Diese „intermediären" Plastiden (Meyer 1883, S. 3) habe ich der Hauptsache nach bei den Autoplasten abgehandelt. (Fehlt. Cl.)

Die so durch Farbstoffgehalt und Fehlen der Assimilation charakterisierten Chromoplasten wollen wir heute, nach den bisher bekannten Tatsachen, in zwei Gruppen zerlegen:

a) in die Gruppe der Signal-Chromoplasten,

b) in die Gruppe der Chromoplasten anderer bekannter oder auch unbekannter Biologie.

Besprechen wir zuerst kurz die Gruppe b. An den Anfang will ich die Chromoplasten der durch Auslese vom Menschen gezüchteten, schön gefärbten Nahrungsmittel, der Möhre, der Tomate, von Brassica Napus f. Napobrassica L. b) flava (Rothert 1914, S. 40) stellen, die ich nachher aus Zweckmäßigkeitsgründen in der

[1]) Über die Definition von Autoplasten usw. siehe A. Meyer (1883), S. 2.

[2]) Die wichtigsten älteren Arbeiten: Unger (1846), v. Mohl (1855), Trécul (1858), Hildebrand (1863), A. Weiss (1864), A. Weiss (1866), Hofmeister (1867), Kraus (1872), Prillieux (1874), Schimper (1883), A. Meyer (1883), A. Meyer (1883a), Fritsch (1884), Schimper (1885).

Gruppe a besprechen werde. Ferner werden wir wohl Lichtschutz-Chromoplasten zu unterscheiden haben. Sie entstehen nur da, wo intensive Beleuchtung auf typische Assimilationsorgane, auf Laubsprosse, wirkt, und schützen anscheinend das Plastoplasma der eigenen oder der benachbarten Plastiden durch die in diesen entstehenden gefärbten Einschlüsse vor schädlicher Beleuchtung. Wohl hierher gehörende Plastiden findet man bei Rothert (1912, S. 231) beschrieben.

Andere Chromoplasten, die hierher gestellt werden können, finden sich an der Schattenseite mancher typisch grünen Assimilationssprosse entwickelt. Man findet sie bei Rothert (1912, S. 233) genannt.

Diese Chromoplasten der vegetativen Organe sind in ihrem typischen Zustande denen der Blüten und Früchte sehr ähnlich. Rothert fand nur niemals in ihnen den Farbstoff kristallisiert. Rothert (1912, S. 210) sagt:

„Der letztere Fall (Farbstoffkristalle) ist unter den von mir untersuchten Objekten nur ein einziges Mal realisiert, nämlich in dem Rindengewebe der saprophytischen Orchidee Galeola, wo die exzeptionelle, spindelförmige Gestalt der Chromoplasten durch die Einlagerung mehrerer äußerst feiner nadelförmiger Kriställchen von gelber Farbe bedingt wird."

Nehmen wir die Chromoplasten der Möhre, Tomate und Kohlrübe aus, so können wir also sagen: Die Chromoplasten der vegetativen Organe unterscheiden sich von denen der Blüten und Früchte immer dadurch, daß in ihnen die Farbstoffe nicht kristallisieren.

Die für uns wichtigste Gruppe ist die der Signal-Chromoplasten (Gruppe a). Wir rechnen hierher alle diejenigen Chromoplasten, von denen wir annehmen, daß sie ein Signal für die Tiere sind, welches die durch sie gefärbten Organe auffällig macht, und eine Unterscheidung derselben von den Assimilationsorganen gestattet.

Zuerst finden sich solche Chromoplasten in den Blüten der Angiospermen. Allerdings sind bekanntermaßen die meisten Blüten hauptsächlich durch Zellsäfte gefärbt. Fritsch (1884, S. 186) fand von 200 untersuchten Blüten nur in 30 Chromoplasten an der Färbung beteiligt.

Weiße Blüten enthalten Leukoplasten und farblosen Zellsaft. Die blaue oder violette Färbung ist stets durch Zellsaft hervorgebracht. Rote Färbung wird meist durch Zellsaft hervorgerufen (Schimper 1885, S. 99). Gelbe Färbung der Blüten scheint allermeist durch gelbe Plastiden bewirkt zu werden. Ausnahmsweise findet sich gelber Zellsaft; so bei Mimoseen usw. (Schimper 1885, S. 101, Anm. 3.) Orange-gelber Zellsaft ist selten (Dichisma; Schimper 1885, S. 101), ebenso brauner. Braune Chromoplasten sind ebenfalls selten (Schimper 1885, S. 99).

Ähnlich verhalten sich die Früchte der Angiospermen, welche eine Fleischschicht besitzen, und die fleischigen Fruchtanhängsel (Becher von Rosa [Schimper 1885, S. 128]; Fleisch der Erdbeere). Dann haben wir noch die Samenfleischschichten der Gymnospermen zu erwähnen. Der Arillus von Taxus ist bei Schimper (1885, S. 133) besprochen.

Den Signal-Chromoplasten der Blüten und Früchte stehen die Chromoplasten der umgestalteten vegetativen Sprosse der Saprophyten und Parasiten gegenüber. Gewöhnlich enthalten die Blüten dieser Pflanzen dieselben Chromoplasten wie die vegetativen Sprosse. Schon Johow (Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens zu Berlin, 3. Bd., 1884, S. 47) betrachtete die farbigen Stengel dieser Pflanzen als Schauapparate. Hierzu gehören die gelben Chromoplasten der Orchidee Galeola. Die Chromoplasten von Neottia sind durch Farbstoffkristalle braun gefärbt, oft durch nadelförmige Eiweißkristalle gedehnt (Fig. 30 u. 274). Siehe ferner: Wiesner (1872, S. 576), Schimper (1883, S. 125), Lindt (1885), Josopait (1900, S. 27), Senn (1907, 1908, S. 191), Rothert (1914, S. 29), Wilschke (1914, S. 356), Willstätter und Stoll (1918).

Die Chromoplasten von Orobanche sind rein gelb (Wiesner 1872, S. 582). Bei einzelnen Spezies kommt farbiger Zellsaft vor.

Zu einer besonderen Gruppe will ich ferner die Signal-Chromoplasten der Characeen, Bryophyten und Equiseten zusammenfassen. Diese Gruppe ist noch rein hypothetisch, und es ist unsere Aufgabe, zu suchen, ob noch heute die grünen Zellen der betreffenden Pflanzen durch Tiere mehr geschädigt werden als die rot gefärbten. Die Antheridien der Characeen enthalten in allen Zellen, mit Ausnahme der Spermatozoiden-Zellen, rote Chromoplasten (Schimper 1885, S. 132). Die Antheridien vieler Laub- und Lebermoose enthalten rote Chromatophoren. In den Sporophyllständen von Equisetum-Arten finden sich rote Chromoplasten (Schimper 1885, S. 108; Rothert 1914, S. 6).

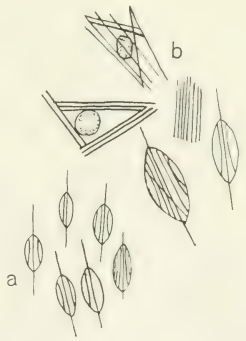


Fig. 274. Chromoplasten von Neottia nidus avis. *a* aus dem oberen Teil des Stengels, mit Farbstoff- und Proteïnkristallen. *b* aus der Blüte, mit Farbstoff- und z. T. auch Proteïnkristallen. Nach Schimper (1885, Taf. III, Fig. 16 u. 17).

Bei der Besprechung der Signal-Chromoplasten der Blüten und Früchte, überhaupt der Fleischschichten der Angiospermen und Gymnospermen, die nun folgen sollen, haben wir drei Stadien ihrer Existenz auseinanderzuhalten:

1. Betrachten wir das Stadium des Heranwachsens der Chromoplasten,

2. untersuchen wir die Gestalt der Chromoplasten kurz vor dem Aufblühen der Blüten oder kurz vor dem Reifen der Früchte,

3. betrachten wir das Verschmelzen der Farbstoffe der Chromoplasten nach dem Aufblühen der Blüten und dem Reifen der Früchte.

Wir werden diese Punkte in dem Folgenden festhalten.

Ehe ich diesen allgemeinen Abschnitt über die Chromoplasten schließe, will ich, obgleich das Gesagte eigentlich für die Unter-

suchung aller Plastiden gilt, doch noch ganz besonders darauf hinweisen, daß man, um das Geschilderte richtig zu sehen, das Mikroskop voll ausnutzen muß. Vorzüglich muß man möglichst farbenfreie Objektive (Apochromate) gebrauchen, und soll auch bei seinen Arbeiten die Lichtquelle angeben, möglichst auch das Auge auf Lichtempfindlichkeit prüfen. Ferner wende man offene und mehr und mehr geschlossene Blende an. Man benutze das Polarisationsmikroskop mit einem und mit zwei Nicols. Mit Dunkelfeldbeleuchtung ist bisher noch nicht gearbeitet worden.

B. Die Chromoplasten der Blüten und Früchte.

a) Das Heranwachsen der Chromoplasten der Blüten und Früchte.

Wir bezeichneten schon 1882 (Meyer 1883, S. 2) die Chromoplasten als reelle Metamorphosen der Autoplasten. In der Tat gleicht ihr Entwicklungsgang in der Jugend ganz dem der Autoplasten. Allerdings müssen wir uns hüten, alle Chromoplasten als alternde Autoplasten zu betrachten, wie ich schon ebenda S. 6 aussprach. Im Alter nimmt ihre Entwicklung einen besonderen Verlauf; sie sind in Blüten und Früchten der Angiospermen in typischen Fällen als besondere Metamorphosen der Autoplasten anzusehen. Ich sagte S. 9 des „Chlorophyllkorns“:

„Die Chromoplasten können bis zu ihrer definitiven Ausbildung verschiedene Stufen der Entwicklung durchmachen. Sie finden sich meist in ihrem Jugendstadium wie die Autoplasten der Laubblätter als farblose oder schwach grünliche, stärkeführende Trophoplasten, werden dann mehr oder weniger intensiv grün (über die Fähigkeit der Assimilation, welche die Trophoplasten in diesem Zustande besitzen, siehe Flahault, Bull. de la Soc. bot. de France, 1879, Bd. 26, p. 268), färben sich dann — intensiver oder weniger intensiv — gelb oder gelbrot. Die Chromoplasten können aber auch aus farblosen Trophoplasten entstehen, ohne daß sie inzwischen grün werden. Derartige Vorkommnisse sind aber wohl in ihren extremen Fällen ziemlich selten.“

1883 habe ich weiter von den Blüten, auch von den Früchten, gesagt (Meyer 1883a, S. 498):

„Die eben besprochenen und andere Faktoren . . . modifizieren den für die Autoplasten der Laubblätter typischen Entwicklungsgang in verschiedener Weise, und zwar kommen alle a priori aus dem letzteren zu konstruierenden Modifikationen vor und können folgendermaßen charakterisiert werden: 1. Die Trophoplasten sind zeitlebens farblos (dann würden wir sie jetzt bei den Leukoplasten behandeln); 2. die Trophoplasten sind zuerst farblos, bilden dann Chlorophyll aus, welches bis zum Tode der Zelle erhalten bleibt; 3. die Trophoplasten sind farblos, bilden Chlorophyll aus, welches später in Xanthophyll übergeht (das ist falsch und soll sogleich besprochen werden), während meist zugleich, früher oder später, mehr oder weniger Xanthophyll direkt in ihnen erzeugt wird; 4. die Trophoplasten sind farblos und erzeugen früher oder später direkt Xanthophyll; 5. die Trophoplasten sind zeitlebens durch Xanthophyll gefärbt.“

Wie man sieht, handelt es sich in diesen Aussprüchen nur um den Farbstoff der Plastiden, und es ist dazu nun noch zuletzt zu bemerken, daß wir keinen Grund mehr haben, eine Entstehung des gelben Farbstoffes aus einem Chlorophyll anzunehmen. Das Chlorophyll bleibt wahrscheinlich erhalten. Es sind also hier auch die Übergänge zwischen Autoplasten und Chromoplasten berücksichtigt. Daß andererseits gelbe Farbstoffe in dem Plastoplasma entstehen können, ohne daß vorher grüne vorhanden waren, geht schon aus der Tatsache hervor, daß im Kambium der Möhre stets

gelb gefärbte Plastiden liegen. Es sei hier noch auf die Angaben von Schimper (1883, S. 129) hingewiesen: „Die Chromoplastiden entstehen ohne Ausnahme aus Chloro- und Leukoplastiden", denn dieser Satz zeigt deutlich die Übereinstimmung der Beobachtungen Schimpers mit den meinigen.

In welcher Gestalt die Farbstoffe in den Chromoplasten auftreten, werden wir bald in den Abschnitten „Gestalt" und „Plastoplasma" kennenlernen.

b) Die Gestalt der Chromoplasten.

Wir werden wohl richtig urteilen, wenn wir sagen, daß die Gestalt der Chromoplasten unter normalen Verhältnissen mannigfaltiger ist als die der Autoplasten. Auch gilt besonders für die Blüten, daß in den verschiedenen Zellen desselben Sprosses die

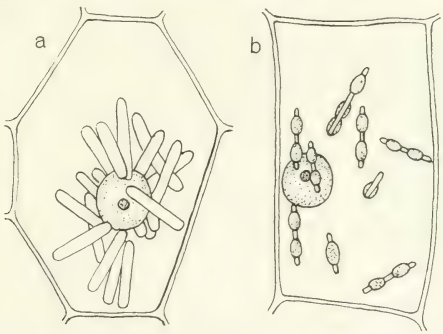


Fig. 275. Zellen aus der Blüte von Maxillaria triangularis. *a* Epidermiszelle, *b* Parenchymzelle. Nach Schimper (1883, Taf. I, Fig. 46 und 48).

Ausbildung der Plastiden zu Chromoplasten eine andere ist, wie wir es bei den Laubsprossen mit ihren Autoplasten finden. Die Chromoplasten ein und derselben Zelle sind stets wesentlich gleichartig. Chromoplasten verschiedener Farbe, verschiedener Größe und Ausbildung finden sich nie in einer Zelle. Auch ist in ein und derselben Blüte oder Steinfrucht oder Beere in allen Zellen die Gestalt der Chromoplasten in den meisten Fällen wesentlich eine gleichartige. So sind z. B. in den Blüten von Tropaeolum die Chromoplasten der Kelch- und Kronblätter spindelförmig und alle Chromoplasten wesentlich gleichartig (A. Meyer 1883, S. 41: Schimper 1883, S. 140; Schimper 1885, S. 130). Man vergleiche jedoch die Figuren 275a und b. Die Zellen stammen beide aus den Perigonblättern von Maxillaria triangularis. Fig. 275a stammt aus der Epidermis: die Zelle enthält große gelbe Stäbe, bestehend aus einem Eiweißkristall, der von dem Plastoplasma vollständig und gleichmäßig überzogen ist. Fig. 275b stellt eine Zelle aus dem Parenchym dar, in der Chromoplasten liegen. Diese bestehen je aus einem Eiweißkristall, an dem 1—3 gedehnte, stärkehaltige

Chloroplasten ansitzen; etwa Plastoplasma überzieht natürlich den Kristall.

Wie hier, so findet man die Chromoplasten der dem Licht zugekehrten Epidermiszellen der Blüten und die Chromoplasten der oberen Parenchymschichten der eine Fleischschicht besitzenden Beeren und Steinfrüchte meist kräftiger entwickelt als die Chromoplasten der übrigen Zellen der Organe.

So z. B. sagt SCHIMPER (1885, S. 109):

„Adonis flammeus. Die tief scharlach- oder blutrote Farbe mehrerer Adonisarten beruht auf der Anwesenheit entsprechend gefärbter Chromoplasten, welche sich bloß in der Epidermis befinden, während das Parenchym in geringer Anzahl blaßgelbe Chromoplasten enthält."

Wenn ich nun dazu übergehe, die Gestalt der Chromoplasten ganz allgemein zu schildern, so handelt es sich dabei um die Gestalt, welche diese Organe zur Zeit des Aufblühens und kurz vor der Reife der Beeren und Steinfrüchte zeigen.

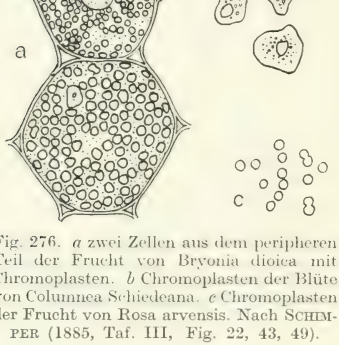


Fig. 276. *a* zwei Zellen aus dem peripheren Teil der Frucht von Bryonia dioica mit Chromoplasten. *b* Chromoplasten der Blüte von Columnea Schiedeana. *c* Chromoplasten der Frucht von Rosa arvensis. Nach SCHIMPER (1885, Taf. III, Fig. 22, 43, 49).

Ich sagte damals (1883a, S. 498): „Die Trophoplasten, welche in den metamorphosierten Blättern der Blumen der Angiospermen vorkommen, erreichen meist die Größe der typischen Autoplasten nicht, weil die Zellen der Blütenteile überhaupt kleiner und weniger ausgebildet bleiben als diejenigen der Laubblätter." Ferner habe ich (S. 505) über die Gestalt damals folgendes geschrieben (ich faßte dabei nur die Chromoplasten der Blüten ins Auge):

„Diese letzteren kann man zweckmäßigerweise nach meinen bis jetzt gemachten Erfahrungen unter Anwendung der wichtigsten Gesichtspunkte in folgende Gruppen einteilen. A. Die Chromoplasten sind im letzten Entwicklungsstadium rund oder (in der Epidermis) durch gegenseitigen Druck mehr oder weniger eckig, niemals spindelförmig gestreckt. B. Die Chromoplasten werden durch das Kristallisationsbestreben des Xanthophylls zuletzt in Spindeln verwandelt. Xanthophyll meist dunkel- oder rotgelb. C. Die Chromoplasten erzeugen Kristalloide in oder an sich, durch welche sie mehr oder weniger gedehnt werden."

Man muß aber, um historisch richtig zu verstehen, beachten, daß ich hier nur betonen will, daß die Kristallisation des Farbstoffes, welche meiner damaligen Meinung nach in ähnlicher Weise erfolgt wie die des Chlorophyllans durch Eisessig (Chlorophyllkorn, Fig. 4), die Gestalt der Chromoplasten bestimmt. Es ist dieses richtig zu verstehen, wenn man beachtet, was ich damals sagte (1883a, S. 512):

„Kristallisiert nun das Plasma oder das Xanthophyll oder beides zusammen? SCHIMPER ist der Meinung, es kristallisiere das lebensfähige Protoplasma und reiße das Xanthophyll mechanisch mit (1883, S. 157); ich bin der Ansicht, es kristallisiere das Xanthophyll und beeinflusse die Form der Plasmamasse."

Runde bzw. mehr oder weniger eckige Chromoplasten zeigt Fig. 276. In Fig. 280 sehen wir durch die Kristallisation des Farbstoffes spindelförmig gewordene Chromoplasten; Chromoplasten, die durch Kristalloide gedehnt sind, sind in Fig. 277 dargestellt.

Ich teile dann die Gruppe A in einige Untergruppen, je nachdem sie relativ viel gelben oder rotgelben Farbstoff enthalten. Ich will nur die Gruppe A d erwähnen: „Die Chromoplasten erzeugen relativ viel Xanthophyll, welches zuletzt in körniger Form innerhalb des Plasmas liegt.“ Dahin rechne ich die Chromoplasten von Linum suffruticosum.

Schimper (1883, S. 128) sagt:

„Ihrer Gestalt nach sind die Chromoplasten entweder mehr oder weniger regelmäßig kugelig; viel häufiger sind jedoch langgezogene, kristallähnliche Formen. Am

Fig. 277. Chromoplasten der Blüte von Chrysanthemum phoeniceum mit Proteïnkristallen und Grana. *a* aus der Innenschicht, *b* aus der Außenschicht der Röhrenblüten. Nach Schimper (1885, Taf. III, Fig. 18 und 19).

häufigsten kommen spindelförmige, nadelförmige und stäbchenförmige Gestalten vor; nicht selten stellen dieselben auch drei-, vier- und mehreckige Täfelchen dar.“

Ferner sagt Schimper (1885, S. 50):

„Die Chromoplasten endlich behalten zuweilen die Gestalt der Chloro- und Leukoplasten, aus welchen sie entstanden sind, bei; in der großen Mehrzahl der Fälle jedoch nehmen sie dünn scheibenförmige gezackte Gestalten an. . . .“

Fragen wir uns nun nach den Ursachen, welche diesen Gestalten zugrunde liegen, so müssen wir zuerst bedenken, daß die Chromoplasten eine ganz andere ökologische Bedeutung haben als die uns bekannten Autoplasten. Während das Zytoplasma das Plastoplasma letzterer ausbreiten muß, damit es das Licht zum Assimilationsprozeß erfolgreich auffangen kann, spielt bei den Chromoplasten nur der Farbstoff eine Rolle. Die Chromoplasten dienen ja nur dazu, die Blüten und Früchte für die Augen der Tiere von dem Grün der Laubblätter unterscheidbar und augenfällig zu machen. Es braucht also von ihnen nur der Farbstoff

erzeugt, ausgebreitet und an das Licht getragen zu werden. Ferner haben wir zu beachten, daß nach Erfahrung und Überlegung für die Gestalt der Chromoplasten zuerst das Zytoplasma, und zwar dessen phylogenetisch gewordene Reiz-Maschinenstruktur, welche spezieserhaltend-vorteilhaft arbeitet (wobei selbstverständlich die Vitüle eine große Rolle spielen), in Betracht kommt, dann das ganz ähnlich arbeitende Plastoplasma. Das Zytoplasma schiebt die Chromoplasten nicht nur an die passendste Stelle des Protoplasten, sondern formt sie auch direkt, d. h. durch seine Eigenschaften, oder indirekt, d. h. durch von ihm erzeugte ergastische Gebilde (z. B. die zentrale Zellsaftvakuole). Das Plastoplasma, welches ja nicht selbst beweglich ist, wie wir noch sehen werden, wirkt durch die Ausbildung ergastischer Einschlüsse mit. Da, wo, wie sehr häufig, die Chromoplasten in der Richtung senkrecht zur Zellwand flach gedrückt erscheinen, wirkt wohl das Zytoplasma rein mechanisch durch die Erzeugung der Zentralvakuole, die wir sehr häufig finden (Fig. 278). Eine direkte Wirkung

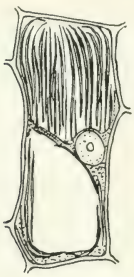


Fig. 278. Epidermiszelle aus einem Blütenblatt von Strelitzia reginae mit Chromoplasten. Nach A. Meyer (1883 a, Fig. 1).

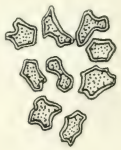


Fig. 279. Chromoplasten der Blüten von Amsinckia intermedia. Nach Schimper (1885, Taf. III, Fig. 42).

des Zytoplasmas liegt wahrscheinlich bei Amsinckia intermedia und Tulipa Gesneriana vor. Schimper (1885, S. 111) sagt:

„Amsinckia. Zugleich bieten uns diese Chromoplasten ein schönes Beispiel der sich auch ohne Kristallisationsprozeß bei der Umwandlung von Chloroplasten in Chromoplasten abspielenden Gestaltsveränderungen; aus rundlich-scheibenförmigen, blassen Chloroplasten entstehen mannigfaltig gelappte, sonderbar gestaltete Gebilde."

Fig. 279 zeigt uns die Chromoplasten der Blüte von Amsinckia intermedia. Schimper (1885, S. 111) sagt weiter:

„Wegen der sehr merkwürdigen Gestaltsveränderung, die, anscheinend ohne Kristallisationsprozeß, die Chromatophoren bei ihrer Metamorphose zu Chromoplasten erleiden, ist Tulipa Gesneriana, welcher sich Narcissus Pseudo-Narcissus anschließt, einer besonderen Besprechung wert. . . . Abweichend von den meisten übrigen Fällen entstehen diese Chromoplasten aus gänzlich farblosen Chromatophoren. Die Untersuchung junger Zustände — am besten eignet sich die Epidermis — zeigt, daß sämtliche Zellen von kleinen Stärkekörnern vollgestopft sind. . . . Nach einiger Zeit verschwindet die Stärke zum größten Teil, während die Chromatophoren an Größe zunehmen, dabei ihre rundliche Gestalt beibehaltend, um sich etwas später allmählich in die Länge zu strecken und von nun an nur noch in einer Richtung zu wachsen."

Hier, wie bei ähnlichen Fällen (z. B. Aloe verrucosa; Schimper 1885, S. 107) sind die Spitzen und Ecken wahrscheinlich auf

Kosten des Zytoplasmas zu setzen. Auch die Streckung der Plastiden von Tulipa und Narcissus haben wir wohl dem Zytoplasma zuzuschreiben. Gerade hier täte aber Untersuchung not, weil hier vielleicht metabole Stränge sichtbar sein werden.

Ganz anders sind alle die Fälle aufzufassen, in denen nachweisbar ergastische Einschlüsse die Formänderung der Chromoplasten hervorbringen. Solche Formveränderungen können durch kristallisierende Stärke, durch kristallisierendes Eiweiß und durch kristallisierenden Farbstoff hervorgebracht werden. Die Stärke spielt eine geringe Rolle, so daß wir nichts weiter darüber zu sagen brauchen.

Häufig haben Eiweißkristalle Einfluß auf die Gestalt der Chromoplasten. Im „Chlorophyllkorn“ habe ich noch keine Eiweißkristalle in Chromoplasten beschrieben, da die Blütenblätter von Phajus, welche ich untersuchte, durch Zellsaft gelb gefärbt sind und keine Eiweißkristalle führen, während in den Karpellen grüne Autoplasten mit Eiweißkristallen zu finden sind (Meyer 1883, S. 40). Schimper (1883, S. 156) fand zuerst bei Chrysanthemum phoeniceum Eiweißkristalle in den Chromoplasten. Die Eiweißkristalle der Chromoplasten sind isodiametrisch oder dick tafelförmig oder stab- bis nadelförmig (Fig. 277.) Die ersteren beeinflussen die Gestalt der Chromoplasten nur wenig, während die stab- bis nadelförmigen Eiweißkristalle bei Blüten und Früchten die langgestreckte Form der Chromoplasten oft mechanisch bedingen. Es verhält sich alles so wie bei den Chloroplasten und Leukoplasten. Ich verweise auf das dort Gesagte (fehlt. Cl.) und auf die Figuren auf S. 97 dieses Buches.

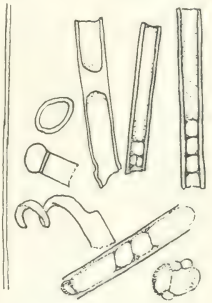


Fig. 280. Chromoplasten aus der gelben Möhre. Vergr. 1100. Nach Meyer (1883, Fig. 58).

Noch mehr als bei den Eiweißkristallen hat man bei den nun zu besprechenden Farbstoffkristallen darauf aufmerksam zu machen, daß, wie ich zuerst für die Stärkekörner zeigte (Meyer 1895; s. Fig. 98 dieses Buches), das Plastoplasma die Einschlüsse stets völlig überzieht, daß die Kristalle stets innerhalb der Chromoplasten wachsen. Farbstoffkristalle sind selten so groß oder etwas größer als die größten Eiweißkristalle. Dann liegen sie einzeln oder zu wenigen in jedem Chromoplasten. So z. B. finden wir es bei der Möhre (Fig. 280). Zur Erklärung der eigenartigen Röhrengestalt der Kristalle und danach auch der Chromoplasten der Möhre kann uns wohl das Folgende dienen. Quincke (Über die physikalischen Eigenschaften dünner fester Lamellen. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1888) sagt:

„Während die Grenzfläche zweier Flüssigkeiten Kugeln oder Kugelschalen bilden, wenn man von der Wirkung der Schwerkraft absieht, bildet die Grenzfläche einer Flüssigkeit und eines festen Körpers Falten und unter gewissen Bedingungen zylinderförmige Gestalten oder Röhren.“

Die aus den dünn-flächenförmigen Kristallen der Möhre (ebenso der Beere von Lonicera xylosteum, Fig. 281) sind also rings um-

geben vom Plastoplasma des Chromoplasten, welches Stärkekörner bildet und ergrünen kann. Wahrscheinlich ist es bei der Kristallbildung wie bei der Stärke und dem Eiweiß. Zuerst sind danach die Farbstoffe ergastische Stoffe des Plastoplasmas, dann werden sie ergastische Einschlüsse. Demnach müßte der Farbstoff zuerst optisch homogen im Plastoplasma gelöst sein (dieses färbend) und dann sogleich zur Bildung des Kristalles verbraucht werden, ohne vorher als amorph ergastisches Gebilde aufzutreten. Wie das ist, muß die Beobachtung entscheiden. Sicher ist, daß bei der Möhre der Farbstoffkristall zuletzt die Gestalt des Chromoplasten bestimmt, indem er das Plastoplasma dehnt, welches den Kristall überzieht.

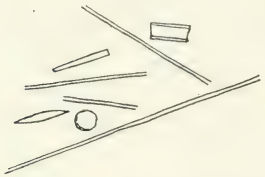


Fig. 281. Farbstoffkristalle aus den Chromoplasten des Fruchtfleisches einer überreifen Beere von Lonicera xylosteum. Nach A. Meyer (1883, Fig. 57).

Wie gesagt, bewirken in anderen Fällen mehrere größere Kristalle die Dehnung. Häufig sind die Farbstoffkristalle zart nadelförmig ausgebildet, sind sie Trichiten. Schimper (1885, S. 95) sagt:

„In den meisten Fällen sind die Farbstoffkristalle außerordentlich dünn und zart, meist hin- und hergebogen, und, in Mehrzahl zu einem wirren Büschel angehäuft, in dem Stroma der Chromoplasten eingebettet; manchmal werden von jedem Chromoplasten 50 und mehr solche haardünne Nadeln gebildet."

Fig. 282. Zelle mit Chromoplasten von der Oberseite des gelb gefärbten Kelches der Kapuzinerkresse (Tropaeolum maius). Vergr. 540. Nach Strasburger.

Fig. 283. Chromoplasten von Sorbus aucuparia. „Die haarförmigen Farbstoffkristalle in dichtem Gewirr durcheinanderliegend." Nach Schimper (1885, Taf. III, Fig. 47).

Dadurch erhalten die Chromoplasten eine spindelförmige oder mehrspitzige Gestalt, wie es in beifolgender Figur 282 für Tropaeolum dargestellt ist. Diese Trichiten hat Schimper (1885) zuerst gesehen und beschrieben. In Fig. 283 ist die Struktur der Farbstofftrichite enthaltenden Chromoplasten von Sorbus aucuparia wiedergegeben.

c) Der Bau der Chromoplasten.

α) Das Plastoplasma.

Selbstverständlich finden wir unter den Plastiden der Blütenpflanzen allerhand Übergänge zwischen Autoplasten, Chromoplasten und Leukoplasten in morphologischer und ökologischer Beziehung. Zu diesen gehört wahrscheinlich auch z. B. der Chromoplast von Asphodelina lutea, von dem SCHIMPER (1885, S. 133) sagt: „Das Pigment in sehr feiner Verteilung, so daß die Farbe homogen erscheint.“ Von allen diesen Übergängen sehen wir hier ab und besprechen nur die typischen Chromoplasten der Blüten und Früchte und zwar in dem Zustande kurz vor dem Aufblühen und der Reife.

Alle diese Chromoplasten bestehen aus einem farblosen Plastoplasma nnd mindestens einer Sorte kugelförmiger oder kristallförmiger gefärbter Einschlüsse. Obgleich SCHIMPER mit Systemen von LEITZ arbeitete und nichts von der Bedeutung der Blende sagt, ist seine Angabe, daß das Plastoplasma der Chromoplasten farblos ist, richtig. Als gutes Beispiel können zuerst die Chromoplasten von Aloe verrucosa dienen (Fig. 284). SCHIMPER (1885, S. 108) sagt:

„Die Chloroplasten bestehen also aus farblosem Chromatoplasma mit eingelagerten roten Grana.“

An anderer Stelle sagt derselbe Autor für Adonis flammeus (S. 109):

„Die der Grana entbehrenden Teile des Chromoplasten sind vollständig farblos.“ S. 101: „Nähere Untersuchung zeigt, daß auch in diesen Zellen das Pigment nicht an dem Chromatoplasma chemisch gebunden oder demselben auch nur innig und gleichmäßig vermengt ist, stets stellt dasselbe vielmehr selbständige Einschlüsse in ganz farblosem plasmatischem Stroma der Chromoplasten dar, ähnlich etwa wie Stärkekörner und Öltropfen.“

Fig. 284. Chromoplasten des Blütenstiels von Aloë verrucosa mit hauptsächlich peripher gelegenen Grana. Nach SCHIMPER (1885, Taf. III, Fig. 24).

Bezüglich des Plastoplasmas der Chromoplasten und seines Verhaltens im Zustande kurz vor dem Aufblühen der Blüten und der Reife der Früchte sagte ich 1882 („Chlorophyllkorn“, S. 51):

„Aus dem vorhergehenden über die Chromoplasten Gesagten ersehen wir, daß die Chromoplasten wie die Anaplasten, ja in höherem Grade wie diese, ein wenig entwickeltes Gerüste besitzen, daß das letztere augenscheinlich früh zerstört wird, während der Farbstoff, der reichlich in den Chromoplasten auftreten kann, bis zum Tode der Zelle erhalten bleibt.“ SCHIMPER bestätigt meine Angaben und sagt dann (1885, S. 106): „Viele Chromatophoren nehmen im Chromoplastenzustande noch sehr bedeutend an Größe zu, ihr Stroma wird aber doch lange vor dem Tode der Zelle vollständig resorbiert.“

Mit der Resorption des Plastoplasmas wird es sich wohl so verhalten, wie ich es in diesem Buche für die Autoplasten beschrieben habe. (Fehlt. CL.)

β) Die Einschlüsse.

In dem meist farblosen Plastoplasma der Chromoplasten können wir alle diejenigen Einschlüsse erwarten, die wir von den Autoplasten her kennen. Dann werden wir noch andere erwarten dürfen, da es sich ja um besondere Anpassung der Plastiden handelt.

Zunächst kommen in allen in Luft lebenden, alternden grünen Autoplasten Tropfen von Autoplastensekret vor, und diese müßten wir zuerst dort erwarten, wo Chromoplasten in ihrer Jugend einmal assimilierten. Wie ich S. 316 und 319 dieses Buches zeigte, tritt ein Vermischen des Autoplastensekretes mit dem gelben Farbstoff alternder Autoplasten nur ein, wenn die Sekrettropfen aus dem Plastoplasma austreten, und man könnte dieses auch von vornherein bei den Chromoplasten erwarten; doch könnte es bei diesen auch anders sein; es könnten dort die Farbstoffe schon im Stroma von dem Autoplastensekret aufgenommen werden.

Farblose Tropfen von Autoplastensekret können bei typischen Chromoplasten nicht allein als Einschlüsse vorhanden sein. Wenn Schimper (1885, S. 106) sagt: „... so kommen in den Blüten von Iris pseudacorus kleine, dichtgedrängte, bei Oncidium janeirense große, vereinzelte farblose Öltropfen vor", so sind diese Fälle noch genauer anzusehen.

In der größten Zahl der Chromoplasten findet man in dem farblosen, homogenen Plastoplasma gefärbte, kugelförmige Ante ganz alleinliegend. Schimper (1885, S. 101) sagt: „Diese Einschlüsse sind ..... wahrscheinlich flüssig; letzteres muß ich für viele Fälle daraus schließen, daß nach Resorption des Stroma die Pigmentkügelchen zu größeren Tropfen verschmelzen." Wie gesagt, weiß man nicht, ob diese Kugeln nur aus Farbstoff oder aus einem Gemisch von Autoplastensekret und Farbstoff bestehen; doch ist letzteres sehr wahrscheinlich. Die chemische Untersuchung fehlt hier. Ich verweise auch auf das, was ich bei den Autoplasten über diese Tropfen gesagt habe. (Fehlt. Cl.) Meist sind die Tropfen gelb oder rot. Sie sind oft hauptsächlich am Rande der Chromoplasten angehäuft. Ich will zuerst nach Schimper (1885, S. 132 u. f.) die wohl sicher nur solche gefärbte Kugeln enthaltenden Objekte angeben:

Taxus baccata, Arillus rot. Iris pseudacorus, Blüte gelb. Tritoma uvaria, Blüte rötlich, dann gelb. Chamaedorea schiedeana, Rachis der Infloreszenzen rot. Oncidium amictum, Blüte gelb. Ranunkeln, Blüte gelb. Eschscholtzia californica, Blüte gelb bzw. orange-gelb. Corydalis lutea, Blüte gelb. Brassica napus usw., Blüte gelb. Viola tricolor, Blüte relativ schwach gefärbt. Hypericum alatum, Blüte gelb. Oxalis valdiviana, Blüte gelb. Linum flavum, Blüte gelb. Foeniculum vulgare, Blüte gelb. Sedum mit gelben Blüten. Lysimachia nummularia, Blüte gelb. Convolvulus tricolor, Blüte dunkelgelb. Collomia coccinea, Blüte gelb. Lycopersicum esculentum, Blüte gelb. Mimulus luteus, Blüte gelb. Teucrium scorodonia, Blüte gelb. Galium verum, Blüte gelb. Viele gelbe Kompositenblüten.

Alle Tropfen der bisher genannten Chromoplasten waren, wie wir schon sagten, gelb oder rot, könnten also alle mit den gelben Farbstoffen der grünen Autoplasten verwandte Stoffe enthalten. Nur die Chromoplasten der Blüten von Amsinckia intermedia (Schimper 1885, S. 111) sind dunkelbraun gefärbt und enthalten vielleicht das Derivat eines grünen Farbstoffes der grünen Autoplasten.

Außer den gefärbten kugelförmigen Anten kommen in den Chromoplasten viel seltener noch Einschlüsse von Farbstoffkristallen, Eiweißkristallen und Stärkekörnern vor. Schimper (1885, S. 106) sagt auch: „Die rosenroten Chromoplasten der Staminodien von Loasa bryoniifolia enthalten stäbchenförmige, anscheinend kristallinische Einschlüsse, deren Natur ich nicht festgestellt habe."

Alle diese Einschlüsse können natürlich nebeneinander in einem Chromoplasten vorkommen, doch finden sich meist nur wenige nebeneinander, und die Chromoplasten eines Organindividuums verhalten sich bezüglich ihres Gehaltes an ergastischen Gebilden nicht gleich. Millardet sagt 1876, S. 21:

„Si l'on examine au microscope les cellules d'une tomate mûre on y découvre, en outre d'une pigment jaune . . ., une foule d'aiguilles cristalloïdes de couleur pourpre et d'une petitesse extrême."

Auf S. 27 sagt er, daß das Solanorubin vorzüglich in drei Formen in der Tomate nebeneinander vorkäme:

„1. Celle de petites plaques ou lamelles à contours assez régulièrement polygonaux. Cette forme est la plus rare.

2. Celle de corps bacillaires très-minces . . .

3. Des aiguilles effilées à une extrémité en pointe aigue. . . . Cette troisième forme est la plus commune."

Besprechen wir jetzt zunächst die Farbstoffkristalle. Von Capsicum annuum sagt Schimper (1885, S. 141):

„Die Farbkörper sind groß, spindelförmig oder dreispitzig, dunkelrot, deutlich aus mehreren Kristallnadeln zusammengesetzt; die Eigenschaften der letzteren wie in den übrigen Zellen. Sie entstehen aus Chloroplasten."

Es ist wohl nicht ganz Zufall, daß diese drei besonders viel orangeroten Farbstoff erzeugenden Chromoplasten gärtnerische Züchtungen sind. Bei Daucus sehen wir ja deutlich, daß das Plastoplasma die gelben Farbstoffe ganz unabhängig von den grünen erzeugen kann. Es sind Kulturformen, in denen man bei der Auslese auf die Tieforangefärbung der Organe, also auf die reichliche Bildung des Orange-Farbstoffes durch das Plastoplasma, geachtet hat. Aber schon bei Capsicum findet man den Farbstoff, so wie in allen Fällen bei „naturellen" Chromoplasten, in Nadeln kristallisiert. Diese nadelförmigen Farbstoffkristalle sind von Schimper genau untersucht und beschrieben. Er sagt (1885, S. 97), nachdem er für die Kristallnadeln das wiederholt hat, was ich für die Kristalle der Möhre berichtete:

„3. Doppelbrechung. Dieselbe schien bei sämtlichen Farbstoffkristallen ungefähr gleich stark zu sein. Verglichen mit anderen kristallinischen Körpern des Zellinhaltes, ist die Doppelbrechung viel stärker als bei den Eiweißkristallen, aber bedeutend schwächer als bei den Kalkoxalatraphiden. Die Auslöschung ist parallel resp. senkrecht zur Längsachse der Nadeln, wie bei den optisch einachsigen und rhombischen Kristallen. 4. Die auffallendste Eigenschaft der Farbstoffkristalle aber und diejenige, welche am meisten für eine nahe Zusammengehörigkeit desselben spricht, ist ihr äußerst starker Pleochroismus. Bei allen Farbstoffkristallen ist die Absorptionsfarbe parallel der Längsachse der Nadeln oder des Stäbchens intensiv orangegelb resp. rot, senkrecht zur Längsachse sehr hell, beinahe weiß und zwar für beide senkrecht befindlichen Elastizitätsachsen nicht sehr verschieden. . . . Die Erscheinung wiederholt sich in identischer Weise bei allen Farbstoffkristallen der Chromoplasten, soweit ich sie untersucht habe. . . . Praktisch, für die mikroskopische Erkennung der Farbstoffkristalle, ist der Pleochroismus, wie gesagt, von größter Wichtigkeit. Durch denselben verraten sich manchmal

in spindelförmig gestreckten Chromatophoren äußerst dünne und zarte, ganz und gar vom farbstoffhaltigen Stroma verdeckte und im gewöhnlichen Licht ganz unsichtbare Kristallnadeln (Beispiel: Tydaea hybrida)."

Schimper (1885, S. 99) unterscheidet bezüglich der Färbung „folgende durch Chromoplasten bedingte Färbungen": Rot (hochrot, weinrot, karminrot, rosenrot); kristallisiert in der Möhre, in der Frucht von Lonicera xylosteum, Lycopersicum esculentum, Solanum dulcamara (Fig. 285). Orangegelb; kristallisiert in der Blüte gewisser Generaceen, Tropaeolum, in den Früchten gewisser Solanaceen, Rosaceen (Rosa, Sorbus, Pyrus), Lonicera xylosteum, bei Daucus Carota, in Arillus von Evonymus europaea, in den Brakteen von Strelitzia reginae. Gelb; stets amorph (Ausnahme: Möhre, A. Meyer). Braun; kristallisiert bei Neottia nidus avis. Selbstverständlich sind hier alle Farbstoffkristalle gemeint, nicht nur diejenigen der Chromoplasten.

Nur Farbstoffkristalle im Plastoplasma. Nur Farbstoffkristalle finden wir bei Evonymus europaea (Arillus orangegelb), bei Lycopersicum esculentum (Frucht) und bei Capsicum annuum (Frucht rot). Farbstoffkristalle finden sich auch in der Kulturform von Daucus Carota; wie es scheint, da in ihnen auch Stärkekörner wachsen können, im (schwer erkennbaren) Plastoplasma. Diese Kristalle (Meyer 1883, S. 50) sind manchmal bis 30 μ lange Gebilde. Schimper (1885, S. 122) beschreibt sie gut wie folgt (es handelt sich stets um rhombische Kristalle):

Fig. 285. Chromoplasten aus der Frucht von Solanum dulcamara mit Farbstoffkristallen u. Stärkekörnern. Nach Schimper (1885, Taf. III, Fig. 23).

„Die Gestalten sind meist rechteckig, quadratisch oder häufiger verlängert, tafelförmig bis schmal-stabförmig. Die Tafeln sind meist sehr dünn, bandartig, flach oder gewöhnlich hin- und her gebogen oder gefaltet; längere bandartige Gebilde sind häufig hobelspanartig eingerollt. Die Stäbe sind meist rinnenförmig gebogen; beide Ränder können einander sogar derartig genähert sein, daß Röhren zustande kommen."

Sicher ist dies für die orangegelben Kristalle der Möhre. Außer diesen fand Schimper (S. 124) noch gelbe Kristalle. S. 123 sagt er: „Diese Gebilde sind ziemlich stark doppelbrechend, und zwar besitzen die rechteckigen Formen genau parallele, die rhombischen genau diagonale Auslöschung." Schon viel früher sind Farbstoffkristalle von Millardet (1876) bei der Tomate entdeckt worden. Von diesen sagt Schimper (1885, S. 140), daß sie in den subepidermalen Schichten der Frucht denen der Möhre ähnlich seien.

Es können in den Chromoplasten neben Farbstoffkristallen auch Eiweißkristalle vorkommen. Beide nebeneinander finden wir in Chromoplasten von Hemerocallis fulva (Blüte orangegelb), Strelitzia reginae (Brakteen der Blüte orangegelb), Neottia (Achse, Blüte, Frucht braun). Hier wie für das Folgende mag aber stets beachtet werden, daß, wenn ich einige Pflanzennamen als Beispiele für das Zusammenvorkommen mehrerer Gebilde anführe, diese Namen nur anzeigen sollen, daß in den genannten Organen Chromoplasten vorkommen, welche die betreffenden Einschlüsse alle enthalten; selbstverständlich kommen auch Chromoplasten in den Organen vor, denen einzelne dieser Einschlüsse fehlen.

Ferner finden sich nebeneinander kugelförmige, gefärbte Ante und Eiweißkristalle (Fig. 277). Beispiele: Asparagus officinalis (Frucht), Canna (Blüte), Maxillaria, Chrysanthemum phoeniceum (Blüte gelb). Bezüglich der Eiweißkristalle mache ich auf das aufmerksam, was ich S. 43 u. f. dieses Buches, besonders auch auf S. 92 u. f. gesagt habe.

Schließlich können noch gefärbte kugelige Ante und Farbstoffkristalle zusammen in den Chromoplasten vorkommen. Diese beiden ergastischen Gebilde finden sich nach Schimpers (1885, S. 141) Angabe im Kelch der Frucht von Physalis Alkekengi.

Ich will zum Schluß noch kurz auf die Stärkekörner (Fig. 285) eingehen. Bezüglich der Stärkekörner, die jederzeit vom Plastoplasma der Chromoplasten erzeugt werden können, haben wir wohl zweckmäßigerweise zwei Sorten zu unterscheiden: a) Reststärkekörner. In vielen Fällen bilden sich Stärkekörner während der Ausbildung der Chromoplasten, und man findet in den fertigen Chromoplasten hier und da noch ungelöste Körner. Schimper (1885, S. 137) sagt z. B.: „Nuphar luteum. Die Stärkekörner werden, wie in den übrigen Fällen, kurz vor dem Aufblühen aufgelöst.“ b) Deckstärkekörner (Meyer 1883 a. S. 508; Schimper 1885, S. 115; Möbius, Bot. Zentralbl., 23. Bd. 1885, S. 115). Bei Ranunculus ficaria liegt im Parenchym unter der oberseitigen Epidermis diese Stärke und bleibt auch beim Aufblühen erhalten.

Wie es also scheint, kommen bei den Chromoplasten alle Einschlüsse vor, welche wir bei den rein grünen Autoplasten der Angiospermen kennenlernten. (Fehlt. Cl.) Wir würden dann annehmen, daß die kugelförmigen Ante („Tropfen“) durch Farbstoff tingiertes Autoplastensekret seien.

Als sicher den Chromoplasten eigene Einschlüsse haben wir aber dann die Farbstoffkristalle zu betrachten. Diese mögen deshalb in den Chromoplasten auftreten, weil manche Chromoplasten in keinem Entwicklungsstadium Autoplasten waren und deshalb niemals den Farbstoff lösendes Autoplastensekret enthielten. Ferner bildet anscheinend das Plastoplasma der Chromoplasten mehr leicht kristallisierenden orangeroten Farbstoff als das Plastoplasma der Autoplasten. Es kommt auch Plastoplasma mit sehr feiner Körnelung vor, und es wird sehr schwer sein, zu entscheiden, ob diese a) von Autoplastensekret, b) von diesem gelösten Farbstoff oder c) von amorphem Farbstoff oder d) kristallisiertem Farbstoff, oder e) von anderen ergastischen Gebilden herrührt. Ich weise nur auf Schimpers Angabe über Nuphar luteum (1885, S. 136) hin. Er sagt: „. . . Chromoplasten, in welchen die feinere Struktur nicht deutlich erkennbar ist; immerhin zeigen sie doch eine sichtbare körnige Beschaffenheit.“ Jedenfalls ist diese Angelegenheit nicht als abgeschlossen zu betrachten.

4. Die Bewegung der Plastiden.

A. Die Bewegung der Plastiden in der Zelle.

Wir wollen in diesem Kapitel zuerst über die Bewegungen der Autoplasten im Lichte reden, dann daran anschließend die

Bewegung der Leukoplasten und Chromoplasten im Licht erwähnen. Hiernach behandeln wir kurz die Bewegung der Plastiden im Dunkeln.

Es ist hier unsere Hauptaufgabe, zu zeigen, daß die Plastiden unbeweglich sind, und daß wir in der Tat nur noch ein Kapitel der Plasmabewegung vor uns haben, welches jedoch erst hier abgehandelt werden konnte, denn wie wir in Kapitel C und D sehen, werden die Plastiden nur durch das Zytoplasma bewegt, wenn sie auch für die Bewegungsrichtung mit maßgebend sind. Wir wissen demnach auch, daß wir es hier mit einem äußerst komplizierten Vorgang zu tun haben. Es wird uns auch bald einleuchten, daß bei diesen Bewegungen des Zytoplasmas, welche die Plastiden leiten, die Vitüle (s. S. 450 dieses Buches) eine Hauptrolle spielen müssen, die Vitüle, welche es phylogenetisch erlernt haben, spezieserhaltend-vorteilhaft zu reagieren.

Die in Rede stehenden Bewegungen der Plastiden haben die Botaniker schon lange beschäftigt, und es haben folgende Autoren schon Erhebliches geleistet: Sachs (1859), Lüders (1862), Famintzin (1867), Borodin (1868), Borodin (1869), P. Schmidt (1870), Frank (1871), Frank (1872), Prillieux (1874), Prillieux (1874 a), Velten (1876), Haberlandt (1876), De Bary (1877), Wittrock (1878), Dehneke (1888), Stahl (1882), Schmitz (1882), Arth. Meyer (1883), Schimper (1885), Haberlandt (1886), Elfving (1886), Noll (1888), Moore (1888), Oltmanns (1892), Demoor (1893), Lewis (1898), Senn (1904), Karsten (1905), Küster (1905), Küster (1906), Senn (1907), Senn (1908), Senn (1909), Knoll (1908), Linsbauer und Abranowicz (1909), Senn (1917), Senn (1919).

Es soll also in diesem ersten Abschnitte des Kapitels hauptsächlich gezeigt werden, wie die Bewegung der Plastiden in der Tat verläuft, und in welcher Weise die Bewegung des Zytoplasmas von den Plastiden abhängig ist.

Wenden wir uns zuerst den Autoplasten und ihren Bewegungen im Licht zu. Die Autoplasten sind die Organe der Zelle, welche den Kohlenstoff der Kohlensäure der Luft und das Sonnenlicht in die für das Leben brauchbare Form bringen; ihre Leistungen sind für alle Organismen lebensnotwendig. Es ist also für uns selbstverständlich, daß sich die Autoplasten im allgemeinen spezieserhaltend-vorteilhaft, d. h. so in der Zelle stellen, daß sie vom Licht passender Intensität getroffen werden. Ferner ist es selbstverständlich, daß die Zelle, welche die Autoplasten enthält, für die Zufuhr der genügenden Kohlensäure und für die für den Assimilationsprozeß sonst nötigen Stoffe sorgt. Auch ist Sorge zu tragen, daß die Autoplasten schädlichen Lichtintensitäten ausweichen (Pfeffer 1904, Seite 319; Pringsheim 1879).

Da Licht, Kohlensäure, Wasser usw. an den verschiedenen Standorten der Pflanzen ganz verschieden sind, so müssen wir zuerst die Standortseigenschaften berücksichtigen, wenn wir die Bewegungen der Autoplasten und ihre Bedingungen recht verstehen wollen. Die Pflanze sucht sich wohl jetzt ihren Standort nach ihren Eigenschaften aus, aber der Standort wirkt auch in der Phylogenie auf sie ein.

Der zweite Punkt, den wir für das Verständnis der Bewegungserscheinungen und zur Erklärung der Verschiedenheiten brauchen, die bei diesem elementaren Vorgange bei den verschiedenen Pflanzenspezies herrschen, ist die Ausbildung der ergastischen Gesamtmembran (S. 544 dieses Buches). Vorzüglich sind folgende Gruppen zu beachten, welche die Bewegungen der Autoplasten beeinflussen: 1. Einzelne einkernige Zellen, 2. Kolonien solcher einkernigen Zellen, 3. Homokonzellien, a) fladenförmiger, b) flächenförmiger Natur, 4. Synkonzellien, zuletzt solche mit Wurzel, Achse und Blatt.

Von großer Bedeutung für die Bewegungen der Autoplasten ist ferner die Tatsache, ob nur ein oder wenige oder ob viele Autoplasten in der Zelle liegen. Schon Schimper weist darauf hin (1885, S. 20), daß man diese Zerteilung der Autoplasten als einen phylogenetischen Vorgang betrachten kann. Ursprünglich waren einzelne Autoplasten vorhanden, die sich später teilten.

Es ist dieses selbstverständlich nur eine Hypothese; auch wissen wir nicht, ob die Zellwandbildung oder die Spaltung der Autoplasten das Prius war, wie ja überhaupt die Frage nach dem phylogenetischen Prius und die nach der gegenseitigen Beeinflussung der Faktoren überall zu stellen ist.

Es ist wohl anzunehmen, daß die Ausgestaltung der Membran meist ohne Rücksicht auf die Bewegung der Autoplasten durch das Zytoplasma vor sich ging, und daß diese der Hauptsache nach nicht von den Autoplasten beherrscht wurde. Nur in einem so vorgeschrittenen Falle wie dem Palisadenparenchym hat vielleicht das Autoplastensystem bei der Züchtung mitgewirkt.

Betrachten wir beispielsweise die Bildung der Membran des Assimilationsapparates der Angiospermen, welches wir als bifaziales Laubblatt bezeichnen. Haberlandt (1918) glaubt, die Palisadenzellen seien aus dem Grunde so lang schlauchartig, weil dadurch die Innenfläche der Zelle so stark vergrößert werde, daß Platz für viele Autoplasten geschaffen würde. Ansichten über die Beziehung der Palisadenzellen zur Transpiration sind auf S. 283 (s. Anm. 7 und auch Rywosch S. 281 bei Haberlandt) verzeichnet. Senn ist etwas anderer Meinung (1908, S. 332 und 334; 1917, S. 120). Senn sagt (1908, S. 334):

„So ist also das Palisadenparenchym den an hellen Standorten herrschenden Lichtverhältnissen in der denkbar besten Weise angepaßt; es gibt sogar das von ihm selbst nicht ausgenutzte Licht an das Schwammparenchym weiter. Dieses erhält somit außer den zur Blattfläche senkrecht einfallenden Strahlen, die vom Palisadenparenchym zum Teil vollständig durchgelassen werden, noch konvergente Strahlen, die jede Palisadenzelle von einer Himmelsfläche gesammelt hat, welche der Bodenfläche eines Kegels von etwa 90 Grad Öffnungswinkel entspricht (vgl. S. 105). Das bifaziale Laubblatt erweist sich dadurch als ein Lichtabsorptionsorgan, wie man es sich vollkommener nicht vorstellen kann."

Das unter dem Palisadenparenchym liegende Schwammparenchym aber dient sicher in erster Linie zur Durchlüftung (Haberlandt 1918, S. 267 und 408). Es wird durch seine Interzellularen die Kohlensäure zu-, der Sauerstoff abgeführt. Nehmen wir nun noch den Transpirationsstrom, der auch wegen der Regulierung der Temperatur und wegen der Zufuhr des Stickstoffes für die Assimi-

lation von Bedeutung ist, so erkennen wir, daß bei den Schwammparenchymzellen die Ausbildung der Membran und der Weg der Autoplasten von sehr verschiedenen Momenten abhängig ist.

Gleichsam dann erst, wenn Standort und Membranbildung sich vorzüglich ausgewirkt haben, kommt die plastische Beweglichkeit des Zytoplasmas als züchtendes Moment zur Geltung.

Nachdem wir uns so ganz oberflächlich über die Faktoren verständigt haben, welche außer der Beleuchtung den Weg bestimmen, den die Autoplasten in der Zelle nehmen, wenden wir uns nun unserer Hauptaufgabe zu.

Die Fähigkeit des Zytoplasmas, die Autoplasten in die für die Assimilation günstigste Lichtlage zu schieben, ist sehr verschieden entwickelt; ebenso ist die Art und Weise, wie diese Schiebung geschieht, nicht in allen Fällen gleich. Wir können die bis jetzt beobachteten Fälle in folgender Weise zusammenstellen:

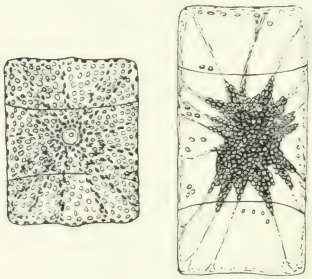


Fig. 286. Biddulphia pellucida. *a* Peristrophe, schwache Karyostrophe, aus optimalem diffusen Licht. *b* Karyostrophe, 24 Stunden verdunkelt. Vergr. 180. Nach Senn (1919, S. 85, Abb. 1).

A. Zellen einkernig, selbstbeweglich und die Autoplasten durch die Bewegung der ganzen Zelle in passende Beleuchtung tragend. Ich vermute, daß diese Kategorie besteht, doch ist die Frage erst zu untersuchen.

B. Einkernige Zellen zu Zellfäden zusammengestellt. Zellen im Lichte passiv beweglich durch die Wasserbewegung. Autoplasten durch die aktive Zytoplasmabewegung nicht bewegt. Beispiel: Ulothrix zonata. Senn sagt (1908, S. 62): „Letztere Lagerung (Chloroplast der Schwerkraft folgend, in die untere Zellflanke hinabsinkend) war bei der in stets bewegtem Wasser lebenden Ulothrix zonata immer, trotz einseitiger Belichtung, zu beobachten; ihr Chloroplast ist also der Annahme einer photischen Lage unfähig."

C. Einkernige Zellen, zu Fäden verbunden, mit einem plattenförmigen, grünen Autoplasten. Autoplastenplatte an Ort und Stelle um ihre Längsachse gedreht werdend. Wittrock (1878), Moore (1888), Oltmanns (1892), Lewis (1898), Senn (1908, S. 26 u. 59). Mesocarpus, Gonatonema.

D. Einzelzelle mit einem Zellkern, der in der Mitte der Zelle an Zytoplasmafäden aufgehängt ist. Viele kleine, grünbraune Autoplasten, die sich nicht „individuell phototaktisch, sondern einheitlich kollektiv" verhalten (Senn 1919, S. 87), im Gegensatz zu den Chromatophoren der meisten übrigen Pflanzen. Die Autoplasten von Biddulphia z. B. sind im optimalen Licht annähernd gleichmäßig in der Zelle verteilt (Fig. 286a; wird nun die Biddulphia-Zelle zum Teil besonnt, also sehr intensivem Licht ausgesetzt, so gehen sämtliche Chromatophoren der Zelle, auch die der optimal belichteten, nicht besonnten Zellteile, in Karyostrophe

über. Dasselbe geschieht auch bei völliger Verdunkelung der Zelle (Fig. 286 b).

Marine Diatomeen. Striatella, Biddulphia.

E. Viele körnige Autoplasten zusammenliegend, einzeln und zusammen unbeweglich. Senn (1908, S. 50), Pringsheim (1879). Stahl sagt (1880, S. 324):

„Wie verschieden die Empfindlichkeit des chlorophyllführenden Plasmas dem Lichtreiz gegenüber ist, zeigen mit Nitella syncarpa angestellte Versuche. Selbst nach mehrstündiger Insolation traten in den Internodialzellen keine merklichen Änderungen in der Verteilung der Chlorophyllkörner ein. Die Interferenzstreifen blieben hierbei ebenfalls unverändert in ihrer Lage.“

Nitella, wahrscheinlich auch Chara.

F. Viele körnige Autoplasten in der Zelle, in seltenen Fällen auch wenige oder ein Autoplast in der Zelle. Jeder einzelne Autoplast ist von einer Hülle metabolen Zytoplasmas umgeben (Kapitel C), welches mit dem Autoplasten beweglich ist. Die Bewegung von Autoplast und Hülle erfolgt gewöhnlich im Zytoplasma dicht unter der Membran, kann jedoch auch in Zytoplasmafäden vor sich gehen.

Wenn der Autoplast gleichmäßig von Licht günstiger Intensität getroffen wird, bleibt die Hülle in Ruhe. Wenn irgendeine Stelle des Autoplasten ungünstig, eine andere günstiger beleuchtet wird, so bewegt sich die Hülle in der Richtung von der ungünstig zur günstiger beleuchteten Seite hin. Dadurch wird jeder Autoplast in günstiges Licht geschoben. Es ist also für diese Art der Bewegungsfähigkeit des Zytoplasmas charakteristisch, daß jeder Autoplast seine eigenen Wege geht, jeder unabhängig von dem anderen ist. Senn (1908, S. 71) sagt z. B.:

„Es verlagern sich also nur die vom intensiven Licht direkt getroffenen Chloroplasten; eine allgemeine Reizung der Chromatophoren der ganzen Zelle findet nicht statt.“ S. 80 sagt er: „Das Vorhandensein einzelner Chloroplasten an beschatteten Stellen senkrecht besonnter Zellwände beweist übrigens aufs schlagendste, daß die einzelnen Chlorophyllkörner bei ihrem Bestreben, eine erträgliche Lichtintensität zu gewinnen, von den übrigen der gleichen Zelle völlig unabhängig die ihnen gerade zusagende Stelle aufsuchen.“ Auf S. 85 fährt er fort: „Dabei führt jeder Chloroplast selbständige, von den übrigen unabhängige Bewegungen aus, wie besonders der Klinostatenversuch in starkem Licht deutlich zeigt.“ S. 95: „Bei allen Verlagerungen und Anordnungen bewahrt somit jeder einzelne Chloroplast seine volle Individualität.“

Senn (1908, S. 353) zeigt uns klar und genau, welche Lichtbrechungsverhältnisse in der Zelle herrschen. Er beweist dann im Laufe seiner Arbeit, daß Bewegung und Lagerung der Autoplasten nur von der Beleuchtung in der Zelle abhängig sind. Die Beschattung der Autoplasten findet allermeist durch die Zellwände statt, kann aber auch im Einzelfalle durch den Zellkern, durch das Zytoplasma und die Autoplasten selbst bewirkt werden.

Senn untersucht (1908) die Lagerung der Autoplasten 1. in „Licht mittlerer Intensität“, d. h. „im diffusen, am natürlichen Standort gewöhnlich herrschenden Licht“ (S. 85), 2. im „intensiven Licht“, meist im direkten Sonnenlicht, 3. im „schwachen Licht und in Dunkelheit“. Selbstverständlich kann er daraus nicht direkt schließen (z. B. S. 116): „Die Chromatophoren begeben sich stets nach den optimal belichteten Partien der Zelle.“ Vermutlich aber werden die Autoplasten sich dorthin lagern, wo sie die relativ größte Menge Sauerstoff ausscheiden.

Es ist sicher, daß diese Art und Weise des Baues und des Verhaltens des Zytoplasmas, die wir mit F bezeichnet haben, sehr verbreitet ist. Zuerst seien die grünen Autoplasten besprochen. Es gehören hierher wohl zuerst alle Angiospermen (Moore 1888, S. 361 und Senn, 1908, S. 114), dann vermutlich die Gymnospermen; auch die Lycopodiaceen und Selaginellaceen sind zu untersuchen. Ferner gehören hierher die Sporenpflanzen der Equisetaceen (Senn 1908, S. 93) und Filicales (S. 93) sowie deren Geschlechtspflanzen (S. 84). Musci und Hepaticae sind gut untersucht (Senn 1908, S. 84). Von den Grünalgen sind geprüft: Hormidium (S. 57), Chromulina (S. 52), Eremosphaera (S. 72), Ulothrix radicans und Ulva (S. 62), Vaucheria und Bryopsis (S. 49).

Für die Phaeophyceen mögen Senns Worte selbst reden. Er sagt (1919, S. 98):

„Unter den Braunalgen, welche mir in Neapel zur Verfügung standen, eigneten sich zu meinen Studien drei Cyclosporeen, Dictyota dichotoma, Taonia atomaria und Padina Pavonia, die Cutleriacee Zanardinia collaris und die beiden Ectocarpaceen Asperococcus compressus und Phyllitis debilis weitaus am besten."

Von den Florideen sind untersucht Chylocladia (Senn 1908, S. 93), Peyssonnelia squamaria, Platoma cyclocolpa. Von den letzten beiden sagt Senn (1917, S. 104):

„. . . da nur bei ihnen unter allen von mir beobachteten Meeresalgen mit Palisadenparenchym die Chromatophoren auf photische Reize relativ prompt reagieren."

Zu untersuchen sind auch noch die Dinoflagellaten und die Diatomeen des süßen Wassers.

Bisher haben wir uns nur mit den Bewegungen des Zytoplasmas, die unter dem Einfluß der assimilierenden Plastiden im Licht vor sich gehen, beschäftigt; wir wollen nun noch einen Blick auf die farblosen Plastiden und die Chromoplasten werfen. Beide reizen das Zytoplasma nicht zur Bewegung, wenn sie vom Licht getroffen werden. Vom ökologischen Standpunkte ist das für die Leukoplasten ohne weiteres verständlich, für die Chromoplasten wäre vielleicht im Einzelfall anderes zu erwarten.

Die Bewegung der Plastiden im Dunkeln. Wir wollen nur das Verhalten der Autoplasten kennenlernen. Unter normalen Verhältnissen kommt in der Natur eine nennenswerte Verlagerung der Autoplasten in der Nacht wohl relativ selten vor. Bei Funaria ist eine solche unter Umständen schon nach einer Stunde erfolgt (Senn 1908, S. 82). In anderen Fällen fehlt eine Verlagerung der Autoplasten sicher ganz, wenn man die Zellen aus dem Lichte in die Dunkelheit versetzt (Vaucheria, Hormidium [nach Senn 1908, S. 61]). Allermeist aber rücken bei künstlicher längerer Verdunkelung die grünen Autoplasten sehr langsam aus der Assimilationslage in eine andere Lage. Es kommt in Betracht die Außenwandlage, die Fugenwandlage, die Kernlage, die Kernfugenwandlage. Ob eine Art der Lagerung für eine Spezies unter den gleichen Bedingungen spezifisch ist, weiß man wohl noch nicht. Eine eingehende Betrachtung dieser Verlagerungen im Dunkeln würde uns zu weit führen; es mag nur erwähnt sein, daß stärkehaltige (Senn 1908, S. 253 und 256), grüne Autoplasten oft nach zwei Fugenwänden, also Wänden, in denen sich zwei Zellen be-

rühren, verlagert werden, wenn diese Zellen nährstoffreich oder assimilierend sind. Ferner mag noch erwähnt werden, daß auch braune und rote Autoplasten (Senn 1919, S. 139 und 1917, S. 121) untersucht sind.

Senn ist auf Grund seiner Untersuchungen sehr geneigt, überall bei diesen Verlagerungen im Dunkeln ergastische Gebrauchsstoffe als Reizanlasse anzusehen (1908, S. 261, 275 usw.; 1919, S. 138 und 139. Fitting sagt dazu (1919, S. 146):

„Wenig überzeugend scheinen Ref. die Ausführungen über den Einfluß der Zellen und Gewebe auf die Anordnung der in ihnen liegenden Chromatophoren. In der Anlagerung der Chromatophoren, die unter gewissen Bedingungen an die Fugen- oder Außenwände der Zellen oder an den Kern eintritt, glaubt der Verf. den Erfolg einer chemotaktischen Anlockung seitens dieser Zellteile erblicken zu können. Wirksam seien in den Fugenwänden organische Wanderstoffe, in den Kernen Nahrungsstoffe, in den Außenwänden Bodensalze und organische Verbindungen, die infolge der Transpiration in ihnen angereichert würden. Weder sieht man ein, warum die wirksamen Substanzen auf die Fugen- und Außenwände lokalisiert bleiben und sich nicht auf die übrigen Zellwände ausbreiten sollen, noch versteht man, wie sie chemotaktisch wirken können, da sie doch auch in den Zellen vorhanden sein müssen."

Man muß zugeben, daß man mehr Wert auf die negativen Versuchsresultate legen muß, als auf Senns positive Resultate, und daß von Senn nichts sicher erwiesen ist, aber dessen Meinungen sind doch vielleicht richtig. Vergessen ist ganz, daß die Fugenwände allein Plasmabrücken enthalten. Daß diese selbst nicht wirken, geht aus Senns Beobachtung hervor, daß nur die Fugenwände wirken, welche Nährstoffe enthalten können.

B. Gibt es eine Eigenbewegung der Chromatophoren?

Bewegen sich die Plastiden ähnlich wie das Zytoplasma oder sind sie unbeweglich wie die ergastischen Gebilde? Wie wir auf S. 41 und S. 388 dieses Buches gesehen haben, kann sich ein rein ergastisches Gebilde in der Zelle so bewegen, als sei es durchaus selbst beweglich. Genau wie solche ergastischen Gebilde scheinen sich in der Tat die braunen Autoplasten zu verhalten, welche bei Sphacelaria in Protoplasmalamellen liegen. Sie liegen dort wie die grünen Autoplasten bei Cladophora (Fig. 149, S. 432).

Crato (1896, S. 471) sagt über die Autoplasten von Sphacelaria:

„Aus den diesbezüglichen Beobachtungen geht hervor, daß den Chromatophoren eine eigene amöboide Bewegungsfähigkeit zukommt, daß sie sowohl ihre Form aus eigenem Antriebe ändern als auch in dem feststehenden Lamellensystem sich fortbewegen können. Da beabsichtigt ist, später im Zusammenhange auf die Chromatophoren zurückzukommen, so sei an dieser Stelle nur auf die Formänderungen, die an einem Chromatophor innerhalb ca. $^3/_4$ Stunden wahrzunehmen waren und welche in Fig. 24 wiedergegeben sind, hingewiesen." Senn (1908) kopiert Crato in seiner Fig. 72 und sagt S. 295: „Die von Crato abgebildeten Formveränderungen der Sphacelaria-Chromatophoren (Fig. 72) scheinen ähnlicher Natur zu sein wie die bei Melosira vorkommenden, obwohl sie, nach Cratos Darstellung zu schließen, nicht mit einer Lageveränderung verbunden waren."

Diese Angaben Cratos verlieren jedoch völlig ihren Wert, wenn man berücksichtigt, daß nach Cratos Angaben die Physoden, die mit den Chromatophoren in den Lamellen zusammenliegen, sich völlig gleich den letzteren verhalten. Crato sagt:

„Fig. 1 der Physodentafel (Bot. Ztg. 1893) entspricht ungefähr der Hälfte der Fig. 20 dieser Abhandlung. An der Physodentafel zeigt sich nun, daß in einem

Stück der wandständigen Lamelle eine reichliche Anzahl von Chromatophoren und Physoden liegt. Die wandständige Lamelle ist, wie früher gezeigt wurde, äußerst dünn und verändert ihre Lage nicht. Sie ist selbstredend wegen ihrer Durchsichtigkeit und Lage nicht zu sehen, desto ungetrübter treten alle sichtbaren Veränderungen in ihr hervor. Bei längerer Beobachtung sieht man nun die eine oder andere Physode zunächst ihre Umrisse verändern und schließlich unter vielfacher Formveränderung in der Lamelle umherkriechen. Die Physode ist nun nicht etwa an eine Masche des Lamellensystems gebunden, sondern sie kann in sämtlichen Lamellen einer Zelle umherkriechen."

Damit ist auch zugleich die Angabe von Schmitz über eine Diatomee, die noch wörtlich folgen mag, wiederlegt. Schmitz (1882, S. 82) sagt:

„So zeigen mir z. B. die gelappten scheibenförmigen Chromatophoren von Melosira nummuloides bei längerer Betrachtung unter dem Mikroskop eine zwar langsame, aber deutliche Umgestaltung des Randkonturs zugleich mit einer langsamen Veränderung des Ortes, ohne daß ich diese Umgestaltung auf eine bestimmte äußere Einwirkung zurückzuführen vermochte. Daraus folgt, daß auch der Grundsubstanz der Chromatophoren eine gewisse, wenn auch beschränkte aktive Beweglichkeit, die ja für das Plasma im allgemeinen charakteristisch ist, zukommt, eine Beweglichkeit, die jedoch durch äußere Agentien, wie z. B. das Licht, wesentlich erhöht werden kann."

Küster (1911) sah die blassen Chloroplasten in den Blattepidermen von Listera ovata und die Leukoplasten der Epidermen von Orchis latifolius in amöboider Bewegung. Die Chromoplasten der Blüten und Früchte zeigten die Erscheinung sehr schlecht. Ein Peristromium nimmt Küster an seinen Objekten nicht wahr, kommt auch zu dem Schlusse, daß die amöboiden Formveränderungen zu Ortsveränderungen der Chromatophoren nicht beitragen. Deutlicher treten die Erscheinungen auf, wenn er die Zelle vorher mit einer osmotisch wirksamen Lösung vorbehandelt. Er sagt auch S. 365:

„Ich möchte vermuten, daß auch langsame Strömung (des Cytoplasmas) unter Umständen deformierend auf die Leukoplasten wirken kann, und möchte die in Fig. 3 dargestellten Formen auf die Wirkung der Plasmaströmung vermutungsweise zurückführen."

Küster ist also der Wahrheit auf der Spur gewesen. Ich selbst habe in Fig. 36 solche sich bewegende Leukoplasten abgebildet, wie dieselben auch in Figur 47 zu sehen sind. Wenn sich solche Leukoplasten nachweislich in Plasmaströmungen finden und mit diesen bewegen, ist doch durch diese und ähnliche Befunde nicht b e w i e s e n, daß sich die Chromatophoren wie ergastische Gebilde verhalten und nicht selbst beweglich sind. Wohl aber kann dieser Beweis an grünen Autoplasten, welche reichlich ergastische Gebilde enthalten, geliefert werden. Werden diese Chloroplasten durch Plasmaströmungen bewegt und machen die Einschlüsse der Autoplasten nur die Bewegungen, welche den Bewegungen des Plasmas äquivalent sind, keine entgegengesetzten, so ist der Beweis erbracht. Leider fehlt uns ein solcher ganz zwingender Beweis noch, doch erlaubt uns schon Senns Angabe (Senn 1908, S. 495), auszusprechen, daß sich die Chloroplasten höchstwahrscheinlich in dieser Hinsicht wie ergastische Gebilde verhalten. Senn sagt nämlich:

„Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß bei der Chromatophorenverlagerung vieler anderer Pflanzen, besonders der Moose und Phanerogamen, keine solche Gestaltsveränderungen und auch keine Umlagerungen im Innern der Chromato-

phoren, z. B. in ihren Stärkekörnern, zu sehen sind. So gleiten die Chloroplasten von Funaria, gleichgültig ob im ausgestreckten oder kontrahierten Zustand, ohne Formveränderungen durch den Wandbeleg."

Es ist also danach klar, daß es Fälle gibt, in denen sich Chromatophoren ohne eigene Bewegung fortbewegen, wo ihnen trotz ihrer Bewegung jede Selbstbewegung fehlt.

C. Das die stets optisch nackten Chromatophoren umgebende Zytoplasma.

Alle mikroskopischen Untersuchungen haben uns gelehrt, daß es nur ein Zytoplasma gibt, welches sich umzugestalten fähig ist. Seine Substanz ist überall gleich und überall gleich veränderbar. Es gibt nicht zweierlei Arten von Zytoplasma, wie STRASBURGER annimmt (S. 407 des Buches). Es sind vorzüglich zweierlei Veränderungen mikroskopisch zu erkennen. Einmal kann das Zytoplasma von ergastischen Körnchen freier, ja völlig frei werden, und zweitens kann es mehr oder weniger fest werden. Um eine leichtere Beschreibbarkeit des mikroskopischen Bildes zu ermöglichen, habe ich (S. 650) das homogene Zytoplasma im allgemeinen als metabol bezeichnet und dem dünnflüssigen, körnerhaltigen (normalen) Zytoplasma gegenübergestellt. Das homogene und feste Zytoplasma habe ich metabolisiert genannt. Ich möchte der Vollständigkeit wegen noch von dünnflüssigem, metabolem Zytoplama reden. Ehe ich die Begriffe scharf definiert hatte, setzte ich wohl auch statt des Wortes „metabolisiert" das Wort alloplasmatisch (S. 12). Jetzt wollen wir diesen Namen hierbei ganz fallen lassen.

Von diesem metabolen Zytoplasma sind nun die Chromatophoren umschlossen. Wir werden sehen, daß die optisch nackten Chromatophoren von einer metabolen Partie des Zytoplasmas umgeben sind. Alle anderen Auffassungen des Sachverhaltes sind unrichtig. Bei Betrachtung der intakten Zelle geht die farblose Substanz durchaus auf der Außenseite in das Zytoplasma über. Auch im Anfang der Desorganisation von Chloroplasten und Zytoplasma ist nur eine Trennung zwischen Zytoplasma und grünen Autoplasten zu erkennen.

Als Beweis dafür, daß noch andere genau so gesehen haben wie ich, mögen folgende Angaben Platz finden. SCHMITZ (1884, S. 160) sagt:

„Demgegenüber muß ich meinerseits hervorheben, daß ich niemals an lebenden Zellen, weder bei Phanerogamen und Archegoniaten, noch bei Algen (und diese befinden sich doch im Wasser des Beobachtungstropfens in ihrem natürlichen Medium) eine deutlich und scharf konturierte hyaline Haut um die Chromatophoren unterscheiden konnte; nur undeutliche Interferenzlinien begleiteten den Randkontur der Chromatophoren und ahmten wohl zuweilen eine solche Plasmahaut nach. Allein gleichwohl könnte ja doch eine solche hyaline Plasmahaut vorhanden sein, die der direkten Beobachtung der lebenden Zelle entgeht, weil sie sich zu wenig von dem umgebenden Protoplasma unterscheidet. Deshalb zog ich gutgehärtete und gefärbte Präparate der verschiedensten Pflanzen zu Rate. Allein vergeblich; nirgends vermochte ich eine scharf konturierte Haut um das einzelne Chromatophor zu erkennen. Die Protoplasmaplatte, welche benachbarte Chromatophoren trennt, erwies sich überall in direktem und unmittelbarem Zusammenhang mit dem übrigen Protoplasma der Zelle, nirgends war ein besonderes Plasmahäutchen differenziert."

Den Zusammenhang der „Hülle“ der Chromatophoren mit dem übrigen metabolen Zytoplasma hat Senn (1908, S. 207) gesehen. Er sagt:

„Man kann sie (die Stränge metabolen Zytoplasmas, Meyer) übrigens auch an den in Epistrophe befindlichen Chromatophoren sehen, allerdings nicht so deutlich wie bei der Verlagerung, da die farblose Lücke zwischen zwei Chloroplasten oft nur sehr schmal ist. Verfolgt man die Plasmastränge bis zu ihrer Insertion an den Chloroplasten, so sieht man, daß sie daselbst deutlich verbreitert sind, und in die plasmatische, gerade wie sie selbst stark lichtbrechende Hülle übergehen, welche jedes Chlorophyllkorn umgibt. Diese Hülle ist besonders bei der innigen Berührung zweier Chloroplasten als helle, farblose Trennungszone zwischen den grün gefärbten Stromata deutlich sichtbar. Sie wurde auch von den ersten Beobachtern der Chromatophoren bemerkt und führte bekanntlich zu der Auffassung, daß die Chloroplasten Bläschen seien, welche in dieser farblosen Haut ein Tröpfchen flüssigen Chlorophylls enthalten. Diese farblose Haut tritt besonders deutlich hervor, wenn man die Chloroplasten durch geeignete Mittel zu einer leichten Quellung veranlaßt, wie dies neuerdings wieder Küster (1904, S. 236) getan hat. Ich rief eine solche mit dem von diesem Forscher angegebenen Mittel (längere Einwirkung höherer Temperatur, 50° C) bei Funaria hervor und sah in den Anfangsstadien der Quellung auch von den entfärbten Partien der Chloroplasten Pseudopodien ausgehen, welche jene untereinander verbanden.“ (Fig. 73.)

Fig. 287. Chloroplasten von Funaria bei hoher Temperatur (50°C) aufgequollen und teilweise entmischt, durch farblose Stränge gegenseitig verbunden. Vergr. 1600. Aus Senn (1908, S. 297, Fig. 73).

Obgleich die Angelegenheit ziemlich einfach liegt, ist sie doch recht verschieden von den verschiedenen Autoren aufgefaßt worden. Nägeli z. B., der zuerst die Chlorophyllkörner für „Bläschen“ hielt (Zeitschrift f. wissensch. Botanik, 1846, S. 94), also meinte, daß das Chlorophyllkorn eine Zellulosemembran besäße, hat dieses später zurückgenommen, dafür aber betont, daß das Chlorophyllkorn eine Membran besäße, welche zwar nicht aus Zellulose bestände, aber besonders deutlich hervorträte, wenn man die Organe in Wasser lege (System. Übersicht der Erscheinungen im Pflanzenreiche, 1853, S. 15). Ebenso betrachten natürlich Nägeli und Schwendener (Das Mikroskop, II. Auflage, S. 549) ohne Beweis das Häutchen, welches sich beim Quellen blasenartig abhebt, als dem Chlorophyllkorn zugehörige Membran. Mohl (1855, S. 89) wies nach, daß die grünen Autoplasten membranlos seien. Tschirsch (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. I, S. 202) hat eine dünne, hyaline Plasmahaut, die dem Chlorophyllkorn zugehört, besonders bei Nitella und Elodea gesehen.

Ich (1883, S. 13) schließe mich an Mohl und Sachs (Flora 1862, S. 133 und Flora 1863, S. 193) an, halte die Chromatophoren deshalb für nackt und diskutiere nur die Frage, ob ein Unterschied zwischen der dem Chloroplasten direkt anliegenden Plasmaschicht und „zwischen etwas weiter vom Autoplasten entferntem Zytoplasma zu konstatieren“ sei. Ich entscheide mich dahin, daß das Chlorophyllkorn von gewöhnlichem Protoplasma umschlossen sei, habe aber nicht gesagt, welche Objekte ich untersuchte.

Schaarschmidt (Botanisches Centralblatt, 1885, Nr. 14, S. 2) hat die Membran des Chlorophyllkornes gesehen.

Küster (1904, S. 236) läßt Blätter von Sedum Sieboldii bei 30° 2—3 Tage auf schwacher Nährlösung schwimmen; Funaria-Blätter auf 0,5—24 proz. Knopscher

Lösung ebensolange bei gewöhnlicher Temperatur und 15 Min. bei 50° C. Er bildet (Fig. 10) die Zerfallsbilder ab. Meist zeichnet er eine feine Haut, die rund ist und den zusammengeschrumpften, degenerierten Chromatophoren in sich liegen hat. Er sagt über diese Bilder S. 239: „Auf unsere Frage, ob die Chlorophyllkörner eine Haut besitzen, geben die hier mitgeteilten Beobachtungen nur unvollkommen Antwort. Als festgestellt kann lediglich betrachtet werden, daß nach bestimmten Eingriffen eine das Chlorophyllkorn umspannende Haut sichtbar wird — ob sie als ein Teil des Chlorophyllkorns oder als besonders feste Grenzschicht des Zytoplasmas anzusprechen ist, lassen wir zunächst unerörtert."

Pfeffer (1877, S. 147) sagt:

„Ob die ‚Plasmamembran der Chlorophyllkörner' schon innerhalb des Protoplasmas besteht, kann natürlich aus dieser Beobachtung nicht sicher entnommen werden, und zur Zeit vermag ich diese Frage nicht zu beantworten."

Senn (1908) hielt das metabole Zytoplasma der Umgebung der grünen Autoplasten für „ein wohldifferenziertes Organ des Chlorophyllkorns" und belegte es mit dem Namen Peristromium (S. 298). Schon Fitting (1909, S. 147) widerspricht dieser Annahme Senns.

Da das metabole Zytoplasma kein besonderes Organ ist, so ist es selbstverständlich, daß es uns in sehr mannigfaltiger Form und in sehr verschiedenartiger Ausdehnung entgegentritt, auch so entgegentritt in der direkten Umgebung des Chloroplasten, überhaupt der Chromatophoren. Es muß die ganze Frage neu und genauer untersucht werden; hier soll wesentlich nur das mitgeteilt werden, was nach den vorliegenden Untersuchungen wahrscheinlich ist.

a) Bei den grünen Autoplasten, die, wie die Mehrzahl der Antoplasten der höheren Pflanzen, wenn sie einzeln liegen, rundlich sind, sich aber, wenn sie dicht zusammenrücken, gegeneinander abplatten, findet sich um jeden Autoplasten eine sehr dünne Lage metabolen Zytoplasmas (siehe Figur 148 und 149 meines Buches).

Knoll (1908) hat S. 1238 die metabole Schicht bei Aspidistra gesehen. Er sagt:

„An wandständigen Chloroplasten läßt sich, besonders bei Profilstellung, sehr schön das Peristromium wahrnehmen, welches eine helleuchtende Hülle des sattgrünen, feinpunktierten Stromas überzieht."

Das den Autoplasten direkt umgebende Zytoplasma ist stets vollkommen homogen; finden sich ergastische Körner, so liegen diese wohl niemals in dem die Chloroplasten direkt umhüllenden Zytoplasma, sondern außerhalb dieser Schicht. Dafür spricht wohl auch die folgende Beschreibung Senns (1908, S. 285). Senn sagt:

„Dies läßt sich auch mit Hilfe der bei Mesocarpus vorkommenden Gerbstoffbläschen sehr schön zeigen, besonders wenn man die Alge in 0,0001 proz. Methylenblaulösung kultiviert, in welcher sich die Gerbstoffbläschen intensiv blau färben. Betrachtet man solche Zellen bei Profilstellung des Chloroplasten mit homogener Immersion, so fällt allerdings in erster Linie die Tatsache auf, daß die Gerbstoffbläschen nicht absolut ruhig im Protoplasma liegen, sondern mehr oder weniger lebhafte Molekularbewegung zeigen. Ab und zu werden sie auch von der schwachen und in ihrer Richtung unsteten, aber deutlich sichtbaren Zirkulationsbewegung des Protoplasmas erfaßt und eine Strecke weit fortgeführt, dann aber auch abgesetzt, oder auch öfter wieder zurückbefördert. Diese Zirkulationsströmungen vollziehen somit nie eine dauernde Verlagerung der Gerbstoffbläschen. Beginnt nun der vertikal stehende Chloroplast unter dem Einfluß der von unten einfallenden Lichtstrahlen sich zu drehen, so erfolgt bei einer Drehung keine gleichzeitige Verlagerung der Bläschen, was bei einer allgemeinen Verlagerung des gesamten Protoplasten not-

wendigerweise der Fall sein müßte. Die Bläschen setzen ihre tanzenden oder gleitenden Bewegungen fort, ob sie nun auf der Seite liegen, gegen welche sich die Kante des Chloroplasten hinbewegt, oder auf der entgegengesetzten. Erst wenn die Kante bei den Bläschen vorübergleitet, streift sie diese vom Wandbeleg ab und nimmt sie mit sich fort. Es kommt darum bei der Achsendrehung oft zu einer mehr oder weniger vollständigen Entblößung der von den Kanten des Chloroplasten durchlaufenen Partien des Wandbeleges, während gleichzeitig die Ränder der Chlorophyllplatte mit den weggefegten Bläschen dicht besetzt und deshalb viel stärker blau gefärbt werden, als bei gleichmäßiger Verteilung dieser Bläschen an der freien Außenwand."

Ebenso bildet Knoll (1909) in Fig. 8 für Villarsia die ergastischen Körnchen außerhalb der „Hülle" ab.

b) Das metabole Zytoplasma der direkten Umgebung des Chloroplasten bildet Fortsätze, die in das übrige Zytoplasma übergehen. Einen solchen Fall haben wir schon in unserer Figur S. 163 abgebildet.

Schmitz (1882) hat in Fig. 15, S. 179 für Valonia (Pikr.-Häm.-Präpar.) eine Abbildung gegeben, und sagt in der Beschreibung:

„Scheibenförmige Chromatophoren mit feingezähnten Kanten, durch kürzere oder längere Protoplasmafibrillen verbunden."

Und S. 94:

„Diese Spitzen und Zähne der gefärbten Chromatophorensubstanz sind dann unmittelbar nach vollendeter Teilung vielfach durch derbere Fibrillen hyalinen Protoplasmas verbunden, und auch späterhin setzen vielfach derbere Protoplasmafibrillen an dieselben an (Fig. 15). Doch habe ich mich nicht überzeugen können, daß diese hyalinen Fibrillen aus der Substanz der Chromatophoren selbst hervorgebildet würden (wie Schaarschmidt 1880, Meyer)."

Senn (1908) hat Ähnliches (S. 299) bei Bryopsis gesehen.

Zwischen a) und b) können wir solche Fälle stellen, bei denen sich metabole oder metabolisierte Stränge von Zytoplasma bilden, die sich größtenteils an die dünne Hüllschicht der Autoplasten ansetzen. Beschrieben sind solche im normalen Zytoplasma liegende Stränge metabolen Zytoplasmas von Klebs (1888, S. 558), Senn (1908, S. 295), Knoll (1908, S. 1227) und Linsbauer und Abrarowicz (1909, S. 168). Alle die beschriebenen Fälle betreffen Moose. Senn meint, obgleich er es nicht sieht, die Stränge würden von der Hülle ausgesandt. Knoll und auch Linsbauer zeigen jedoch, daß die Fäden selbständige Gebilde sind, die sich an die Hüllen anlegen.

c) Andere Konfiguration und dickere Lage des metabolen Zytoplasmas finden wir z. B. bei Spirogyra (S. 679). Vielleicht gehört auch der Zytoplasmabelag der muldenförmigen Autoplasten der Assimilationszellen von Selaginella (Haberlandt, Pflanzenanatomie 1918. S. 249) hierher.

d) Zuletzt können wir diejenigen Fälle aufführen, bei denen mehrere Chloroplasten durch metabolisiertes Zytoplasma zusammengehalten werden, wie wir es bei Chara finden. Ich sagte (S. 652), daß man bei Chara eine äußere unbewegliche Schicht findet, in welcher die Chloroplasten liegen. Beim Zerschneiden der Zellen sieht man, daß die Chloroplasten durch das metabole Zytoplasma zusammengehalten werden.

Ich sagte schon, daß hier Untersuchung not tut. Bei einer solchen wird man noch mancherlei Fälle auffinden.

Wie wir wissen, hält metabolisiertes Zytoplasma Eisenhämatoxylin und ähnliche Farbstoffe etwas fester als normales und färbt sich dementsprechend auch etwas intensiver. So müssen sich auch die Hüllen verhalten.

Senn (1908, S. 303) findet demnach, daß sich die Hülle mit Jod intensiver färbt als das normale Zytoplasma: die Färbung steht jedoch derjenigen des vom Chlorophyll befreiten Stromas der Autoplasten etwas nach. Nach Fixierung der Laubblätter mit siedendem Alkohol oder alkoholischer Sublimatlösung. Färbung derselben mit alkoholischem Säurefuchsin und darauffolgender Differenzierung mit Jodalkohol, färbte sich das metabole Zytoplasma intensiver als das normale. Senn (S. 303) hat auch bei Fixierung mit Flemming und Färbung mit dem Dreifarbengemisch deutliche grauviolette Färbung des metabolen, höchstens schwachgraue Färbung des normalen Zytoplasmas gesehen.

Swingle (1897, S. 314) sagt:

„In einigen Präparaten konnten zarte, mit der Flemmingschen Dreifärbungsmethode sich blau tingierende Fäden beobachtet werden, die die Chlorophyllkörner miteinander verbanden."

Also auch dieses färberische Verhalten stimmt vollständig mit unserer Vorstellung überein.

D. Die Ortsbewegungen der Plastiden im Protoplasten werden durch das Zytoplasma bewirkt.

Im Kapitel B haben wir gesehen, daß die Plastiden höchstwahrscheinlich keine Eigenbewegung besitzen, sondern sich verhalten wie ergastische Gebilde, soweit es die Bewegung betrifft. Wir haben ferner gesehen, daß die grünen Autoplasten von einer Schicht metabolen Zytoplasmas umgeben sind, welche mehr oder weniger dick sein kann. Auf S. 41, S. 116, S. 388 haben wir gesehen, daß die ergastischen Gebilde durch das Zytoplasma geformt und bewegt werden können und verstehen danach leicht, wie auch die Plastiden im Zytoplasma verschoben werden können.

Wir können danach auch schließen, daß die Schnelligkeit der Bewegung der Plastiden nicht mehr ansteigen kann, als bis zur größten Schnelligkeit des Zytoplasmas. Pfeffer (1904, S. 723) sagt, daß diese Stromschnelligkeit 1,6 mm in einer Minute nicht übersteigt. Innerhalb dieser Grenze ist jedoch die beobachtete Geschwindigkeit der Plastiden eine durchaus verschiedene.

Ist unsere Hypothese (S. 638) richtig, so muß die Schnelligkeit des metabolisierten Zytoplasmas relativ geringer sein als die des normalen, da wir die innere Reibung des ersteren relativ hoch ansetzen (S. 644). Danach ist es uns auch ohne weiteres einleuchtend, daß alle Bewegungen, die wir nur dem metabolen Zytoplasma, welches die Plastiden umgibt, zuschreiben können, relativ langsam verlaufen, alle Bewegungen, welche wir von normalem Zytoplasma verursacht sehen, relativ schnell.

Die grünen Autoplasten der Angiospermen bewegen sich zwischen 0 und 45 Grad C. unter dem Einfluß des Lichtes an der belichteten Außenwand der Zelle (Senn 1908, S. 306) in der Sekunde 0,0025 μ.

Vom Halbdunkel zum Optimum betrug die Schnelligkeit der Bewegung 0,0083 μ pro Sekunde. Auch die Wanderung der stärkehaltigen grünen Autoplasten (Senn 1908, S. 253 u. 256) nach den Fugenwänden im Dunkeln ist eine sehr langsame, ebenso die nach dem Kern und der Außenwand.

In Kapitel VIII auf S. 631 des Buches haben wir gesehen, daß das Zytoplasma an jedem Punkte einer selbständigen Bewegung fähig ist, sind überzeugt, daß die Bewegungsfähigkeit allem Zytoplasma, auch dem metabolen, eigen ist, und müssen danach annehmen, daß das Zytoplasma die Bewegung der Plastiden besorgt. Es erscheint uns so auch verständlich, daß die Momente, welche die Bewegung des Zytoplasmas im allgemeinen beeinflussen, die Bewegungen der Plastiden in gleicher Weise treffen. So findet Velten (Flora 1876, S. 177; auch Pfeffer 1904, S. 764) folgende Kartinalpunkte der Temperatur für die Cytoplasmabewegungen: für Chara foetida 0°, 38,1° 42,8° C.; für die Blattzellen von Vallisneria spiralis 0 bis 1°, 38,7°, 45° C.; für die Blattzellen von Elodea canadensis 0°, 36,2°, 38,7° C. Demgegenüber fand Senn (1908, S. 130), daß die Bewegung der Autoplasten von Funaria nur zwischen 0° und 45° C. erfolgt. Auch die folgende Tatsache können wir hierher setzen, da sie unsere Anschauung, daß die Bewegung der Plastiden durch das Zytoplasma verursacht werde, zu stützen scheint. Es ist bekannt, daß alle photischen Bewegungen der Organismen durch Sonnenlicht, welches durch Kupferoxydammoniaklösung geleitet wurde, ebenso beeinflußt wird wie durch das volle Sonnenlicht, während durch eine gesättigte Kaliumbichromatlösung geleitetes Sonnenlicht wirkungslos ist (Pfeffer 1904, S. 117 und S. 577). Ebenso wirkt nun das Blau bis Ultraviolett auf die Bewegung der grünen Autoplasten ein (Famintzin 1867, S. 53; Borodin 1868, S. 444; Schmidt 1870, S. 27; Frank 1871, S. 228; Senn 1908, S. 49, 61, 83, 93 und 114). 1908, S. 308 sagt Senn von der langsamen Bewegung der Autoplasten im allgemeinen: „Die absolute Geschwindigkeit der aktiven Chromatophoren beträgt im Maximum 0,12 μ pro Sekunde.“ Demgegenüber scheinen alle Bewegungen, die durch das normale Zytoplasma hervorgerufen sind, relativ schnell zu sein.

Es ist vielleicht hier der Platz, etwas Historisches über die Bewegung der Plastiden einzuschalten. Denkbar wäre ja dreierlei. Einmal könnten die Plastiden sich „aktiv“ bewegen, den Ort ihres Seins im Zytoplasma allein bestimmen, dann könnten die Plastiden und das Zytoplasma an der Gewinnung des Ortes beteiligt sein, und drittens nur das Zytoplasma die Bewegung der selbst unbeweglichen Plastiden besorgen. In der Literatur findet man verschiedene Ansichten. Schon Sachs hat in seinem Lehrbuche (1886, S. 568) ausgesprochen, daß nur das Zytoplasma aktiv sei bei vom Lichtwechsel veranlaßten Bewegungen der Chlorophyllkörner. Frank (1871, S. 227) stimmt Sachs bei und sagt:

„Ja, es würde kein Widerspruch mit der Sachsschen Ansicht sein, wenn man, wozu ich aus mehrfachen Gründen geneigt bin, annimmt, daß das eigentliche Orientierungsvermögen hierbei nur einem das Chlorophyllkorn unmittelbar umhüllenden

Teil des Plasmas eigen ist, welcher gleichsam wie eine dem Korne unveräußerliche, es überall hin begleitende Atmosphäre anzusehen sein würde."

Velten (1876) ist für Aktivität der Chloroplasten. Stahl (1880, S. 351) hält es für wahrscheinlich, daß Zytoplasma und Chloroplasten bei der Bewegung der Chloroplasten im Lichte zusammenarbeiten, wenn ihm auch die Annahme von Sachs im Vordergrunde steht. Schaarschmidt (1880, S. 449) will gesehen haben, daß die Oberfläche des Chlorophyllkorns mit Cilien besetzt ist. Daraufhin habe ich 1882 (Meyer 1883, S. 60, Anm.) schon gesagt: „Die Cilien . . . existieren in der Tat nicht." Knoll hat dann 1908, S. 1237 von diesen Cilien bei Hartwegia, wo diese nach Schaarschmidt besonders leicht zu sehen sein sollen, nichts gesehen, wohl aber kleine Vakuolen und Mikrosomen, mit denen Verwechslung möglich wäre. Schaarschmidt vermutete in diesen Cilien schon Bewegungsorgane der Chloroplasten und wäre demnach schon fälschlicherweise für Aktivität der Plastiden gewesen. Noll (1888, S. 485) ist für Passivität der Chloroplasten. Moore (1888, S. 366) ist für volle Passivität der Plastiden, für Aktivität des Zytoplasmas.

Alle diese Literaturangaben sind nun dadurch bedeutungslos geworden, daß man die Wahrscheinlichkeit der Bewegungslosigkeit der Plastiden nicht kannte und die Metabolie des Zytoplasmas nicht kannte oder nicht berücksichtigte.

Unserer Erfahrung nach werden alle Bewegungen der Plastiden also durch das Zytoplasma besorgt. Leider können wir nicht alle Bewegungen des metabolen Plasmas sehen. Ich habe schon S. 631 dieses Buches darauf hingewiesen, daß das reine Zytoplasma eine homogene Flüssigkeit ist, in welcher man Bewegungen schwer wahrnehmen kann. Es wird vom Zufall abhängen, ob wir da, wo das die Autoplasten umgebende metabole Zytoplasma nur in dünner Schicht vorhanden ist, etwas von Bewegung des Zytoplasmas sehen. Manchmal können wir die Hilfe des Zytoplasmas bei der langsamen Bewegung der Autoplasten deutlich erkennen. Senn sagt (1908, S. 295):

„Um den Mechanismus der Verlagerung festzustellen, habe ich die relativ rasch verlagernden Chloroplasten von Funaria während ihrer Bewegung mit Hilfe homogener Immersion öfters verfolgt. Hierbei beobachtete ich an ihnen zarte, farblose Stränge, welche im plasmatischen Wandbeleg nach allen Seiten ausstrahlten und sich meist an die benachbarten Chloroplasten anlegten. Die Fig. 10 A—F auf Taf. V zeigen eine Zelle, deren Chromatophoren bei ihrem Übergang aus Apostrophe in Epistrophe mehrere Male innerhalb einer Stunde, unter besonderer Berücksichtigung dieser Plasmastränge, mit dem Zeichenapparat gezeichnet wurden. In jungen, zarten Blättern, deren Chromoplasten sich infolge von Verdunkelung in völliger Apostrophe befinden, erscheint die Außenwand der Zellen, resp. der ihr anliegende plasmatische Wandbeleg, völlig homogen, ohne jegliche Differenzierungen. Nur in der Nähe der Fugenwände, denen die Chloroplasten anliegen, sind dichtere Differenzierungen des Plasmas zu sehen, welche in Form von Strängen in der Nähe der Chromatophoren bogig verlaufen. Einzelheiten sind aber nicht zu erkennen, da die Stränge zu dicht nebeneinander liegen. Nachdem aber die Zellen kurze Zeit (5—10 Min.) belichtet sind, rücken diese Plasmastränge nach der Außenwand herauf und lassen bald einen mehr oder weniger zusammenhängendes, unregelmäßiges Netz erkennen, das sich längs des inneren Randes der freien Zellwand ausbreitet. Man sieht nun deutlich, daß die Stränge an die Chloroplasten herantreten, und diese untereinander verbinden. Fast gleichzeitig mit dem Heraufrücken der Stränge beginnen auch die obersten Chloroplasten die Kanten der Fugen- und Außenwand

zu passieren und sich an letzterer zu verteilen. Bei fortschreitender Verlagerung wird das Netz der Plasmastränge nach der Mitte der Außenwand hin immer mehr zusammengezogen, bis schließlich der von Strängen völlig freie Raum der Außenwand auf ein Minimum beschränkt ist (Taf. V, Fig. 10 D—F). Es muß jedoch ausdrücklich hervorgehoben werden, daß dieses Netz von Plasmasträngen keineswegs ein festgefügtes Gebilde ist. Man kann vielmehr deutlich beobachten, wie ein Strang, der zwei Chloroplasten verbindet, sich wieder auflöst. . . . Bei dem im Dunkeln erfolgenden Übergang der Chloroplasten aus Epi- in Apostrophe kommen entsprechende Vorgänge zur Beobachtung. . . . Der unter dem Einfluß intensiven Lichtes erfolgende Übergang aus Epi- in Apostrophe wird in derselben Weise vollzogen. . . . Während dieser Verlagerung ist deutlich zu beobachten, daß die Bewegungsrichtung eines Chlorophyllkornes entweder der Zugrichtung eines einzigen dieser Plasmastränge folgt, oder mit der Richtung der Resultanten zweier angreifender Stränge zusammenfällt. Da die Stränge auch bei den kugelig kontrahierten Chloroplasten vorkommen, die ja ebenfalls verlagern, und da ihre amöboide Veränderung das einzige ist, was während der Verlagerung eine Bewegung zeigt, so drängt sich der Schluß auf, daß diese pseudopodienartig veränderlichen Stränge die Lokomotionsorgane der Funaria-Chloroplasten sind."

In Übereinstimmung mit dem hier Mitgeteilten sagt Senn auch S. 308:

„Die Chromatophoren vollziehen ihre aktiven Bewegungen innerhalb des Protoplasmas mit Hilfe der von ihrer farblosen plasmatischen Hülle, dem Peristromium, ausstülpbaren Pseudopodien."

Senn betrachtet also noch fälschlich die Stränge von metabolem Zytoplasma als Pseudopodien der Hülle, aber schon Knoll (1908) fand auf Anregung von Haberlandt bei Funaria fascicularis, daß auch an vollkommen autoplastenfreier Zellwand ein Netz aus Fäden metabolen Zytoplasms entwickelt sein konnte (S. 1233). Er sagt jedoch S. 1231: „Nach obigen Angaben ist man zur Annahme berechtigt, daß die Bewegung der Chloroplasten durch entsprechenden Zug, bzw. durch Verkürzung der Fäden der benachbarten Netzpartien zustande kommen."

Linsbauers und Abranowiczs Arbeit (1909), die unter den Augen von Wiesner geschaffen wurde, berichtet Ähnliches.

Sie sagen S. 172: „Es kann nach diesen Beobachtungen keinem Zweifel unterliegen, daß die Chloroplastenbewegung bei Funaria mit der Ausbildung und dem Verhalten des Plasma in einem ursprünglichen Zusammenhang steht, wenngleich zunächst ein weiterer Einblick in die Mechanik der Bewegung nicht gegeben ist." Auf S. 171 sagen sie jedoch: „Jetzt läßt es sich auch mit unzweifelhafter Sicherheit beobachten, daß die Chloroplasten sich längs der sie verbindenden Plasmastränge — oder vermutlich richtiger — in ihnen langsam gleitend bewegen. Man findet bisweilen auch einzelne Körnchen, die, zwischen derartigen Fäden liegend, an der allgemeinen Chloroplastenbewegung nicht teilnehmen, bis auch sie den Anschluß an einen neugebildeten Faden finden, worauf auch ihre Umlagerung in Gang kommt."

Auch Linsbauer und Abranowicz sind der Überzeugung, daß die Plasmastränge selbständige Gebilde sind und nicht einem „Peristromium" entstammen, wie man es annimmt (S. 161).

Die langsamen Bewegungen der Autoplasten werden also unserer Meinung nach in der Regel von metabolem Zytoplasma besorgt. Dagegen ist es bei den „schnellen Bewegungen" der Autoplasten sicher anders. Bei diesen bleiben die Autoplasten von ihrer metabolen Hülle umgeben, werden aber mit dieser von in lebhafte Bewegung geratenem normalen Zytoplasma herumgeführt, welches durch verschiedene Reize in diese Bewegung versetzt werden kann. Wie der Verlauf der Erscheinung dann ist, mögen die Angaben von Hauptfleisch und Kretzschmar zeigen.

Hauptfleisch (1892, S. 192) sagt: „Es ist in allen diesen Fällen gewöhnlich nur das Protoplasma im Strömen begriffen; nur selten wird ein Chlorophyllkorn von dem Strome mitgeführt. Wenn man jedoch einen solchen Schnitt einige Zeit sich selbst überläßt, so wird ziemlich bald die Strömung bedeutend schneller und auch intensiver. Die Chlorophyllkörner werden anfangs ruck- und stoßweise, dann aber im schnelleren Strome einzeln vorwärts bewegt, schließlich stoßen mehrere zusammen und werden auf diese Weise alle zusammen weitertransportiert. Ziemlich häufig geht diese lebhafte Zirkulationsströmung auch in Rotation über, in welchem Falle dann natürlich stets die Chlorophyllkörner von der Strömung mitgeführt werden; mitunter kommt es auch vor, daß der Zellkern sich passiv an der Rotation beteiligt."

Kretzschmar (1904, S. 279): „Durchschneidet man eine intakte Pflanze und untersucht den abgeschnittenen Teil, so bieten sie für einige Zeit noch die normalen Verhältnisse dar. Nach einigen Minuten jedoch sieht man eine Änderung in der Stellung der Chlorophyllkörner vor sich gehen. Allmählich ordnen sie sich an den Seitenwänden an und werden schließlich, erst vereinzelt, dann insgesamt, von dem in immer stärkere Bewegung geratenen Protoplasma mit fortgerissen zu lebhafter Rotation."

Es ist nicht gesagt, daß das metabole Zytoplasma dabei in Ruhe bleibt; vielleicht ist aus der Angabe von Velten das Gegenteil zu entnehmen. Velten (1876) teilt nämlich mit, daß die Chlorophyllkörner von Charazellen imstande seien, sich selbständig zu bewegen (S. 88). Er schließt das daraus, daß im Zytoplasma sich fortbewegende Chloroplasten sich ganz verschiedenartig drehen (S. 85), wenn sie auch direkt beieinander liegen.

Bei der Besprechung der langsamen Bewegungen der Plastiden habe ich nur wenige Fälle berücksichtigen können. Es gibt aber noch viele, wo der Mechanismus der Ortsbewegung der Plastiden aufzuklären ist. Hier mögen nur noch ein paar von verschiedenen Forschern angeschnittene Fälle erwähnt werden. Senn (1919, S. 83, 84) hat die marinen Diatomeen Striatella und Biddulphia untersucht. Er sagt auf S. 90: „ . . . geht aus meinen Versuchen doch klar hervor, daß die Verlagerung um so rascher und vollständiger eintritt, je größer der Teil der Zelle ist, welcher vom intensiven Sonnenlicht getroffen wird." Auf S. 95 sagt Senn, daß die Autoplasten von Striatella sich 14mal rascher verlagern als die schnell sich verlagernden der Blätter von Funaria. Auf S. 96 macht Senn darauf aufmerksam, daß die Autoplastenbewegung bei Striatella von der Zirkulationsströmung unabhängig ist. Aus diesen Angaben scheint hervorzugehen, daß jeder Autoplast eine relativ sehr reizbare, dünnflüssige und selbstbewegliche Hülle besitzt, deren Erregung jedoch sofort durch das normale Zytoplasma nach den Nachbarautoplasten weitergeleitet wird, so daß dann alle Hüllen dieselbe Bewegung ausführen und zusammen arbeiten. Auch bei den Haaren von Cucurbita finden wir Unabhängigkeit der Autoplastenbewegung von der Zirkulationsströmung des Zytoplasmas: dabei scheint jedoch die Leitung des Reizes im Zytoplasma ganz zu fehlen; jeder Autoplast arbeitet selbständig.

Schriftenverzeichnis.

Das von Herrn Prof. A. Meyer aufgestellte Schriftenverzeichnis ist durch die in den letzten Jahren erschienene Literatur mit Hilfe des Botanischen Centralblattes ergänzt. Die betreffenden Angaben sind mit einem * versehen.

Abderhalden, E., Biochemisches Handlexikon. Berlin, Springer, 6. Bd., 1911; enthält: Willstätter, Rupe und Altenburg: Pflanzenfarbstoffe.

*Alvarado, S., Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von Mnium cuspidatum. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 41. Bd., 1923, S. 85.

Andersson, E. G., Retention of Chlorophyll through the paraffin process. Bot. Gaz., 58. Bd., 1914, S. 528.

Arnoldi, W., et Bönicke, L., Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Biol. Arbeit. til. E. Warming, 1911, S. 193.

Askenasy, E., Zur Kenntnis des Chlorophylls. Bot. Ztg., 25. Bd., 1867, S. 225.

—, Über Zerstörung des Chlorophylls lebender Pflanzen durch Licht. Bot. Ztg., 33. Bd., 1875, S. 457.

Bary, A. de, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.

Batalin, A., Über Zerstörung des Chlorophylls in lebenden Organen. Bot. Ztg., 28. Bd., 1874, S. 433.

Belzung, E., Sur l'amidon et les leucites. Bull. de la Soc. de Bot. de France, 33. Bd., 1886, S. 483.

—, Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc. nat., VII. sér., 5. Bd., 1887, S. 179.

Bernardini, L., e Morelli, G., Sull' ufficio fisiologico del Magnesio nella pianta verde. Atti R. Acc. Lincei, 21. Bd., 1912, S. 357.

Binz, A., Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner. Flora, 1892, Erg.-Bd., S. 34.

Böhm, J., Über Verfärbung grüner Blätter im intensiven Licht. Landwirtschaftl. Versuchsstationen, 21. Bd., 1877, S. 463.

Bonaventura, C., Intorno ai mitocondri nelle cellule vegetali. Bull. soc. bot. Ital., 1912, S. 156.

Boresch, K., Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates. Jahrb. f. wiss. Bot., 52. Bd., 1913, S. 145. Ref. von Kniep in Ztschr. f. Bot., 5. Bd., 1913, S. 576.

—, Über Fadenstrukturen in Blattzellen von Moosen und die Bewegung der Chlorophyllkörner. Lotos, 61. Bd., 1913, S. 270.

—, Über fadenförmige Gebilde in den Zellen von Moosblättern und Chloroplastenverlagerung bei Funaria. Ztschr. f. Bot., 6. Bd., 1914, S. 97.

—, Über die Einwirkung farbigen Lichtes auf die Färbung der Cyanophyceen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 37. Bd., 1919, S. 25. Ref. v. Harder in Ztschr. f. Bot., 11. Bd., 1919, S. 476.

Borodin, J., Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. Imp. d. Sciences de St. Pétersbourg, 12. Bd., 1868, S. 432.

—, Über die Wirkung des Lichtes auf die Verteilung der Chlorophyllkörner in den grünen Teilen der Phanerogamen. Ebenda, 13. Bd., 1869, S. 567.

Borovikov, G. A., Sur l'individualité des leucites. Bull. Jard. Imp. Bot. Pierre le Grand, 14. Bd., 1915, S. 426.

Bredow, H., Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 22. Bd., 1891, S. 349.

Brunnthaler, J., Der Einfluß äußerer Faktoren auf Gloeothece rupestris. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1. Abt., 118. Bd., 1909, S. 501.

Buscalioni, L., Ricerche sulla constituzione dei plastidi, in rapporto specialmente alla presenza dei lipoidi ed alla funzione fotosintetica dei Chloroplasti. Englers bot. Jahrb., Festbd., 1914, S. 657.

*Carter, N., Studies on the chloroplasts of Desmids. I. Ann. of Bot., 33. Bd., 1919, S. 215.

Cavers, F., Origin of Chloroplasts in Seedlings. Knowledge, 8. Bd., 1911, S. 313.

—, Chondriosomes (Mitochondria) and their significance. New Phyt., 13. Bd., 1914, S. 96.

*Cholodnyj, N., Über die Metamorphose der Plastiden in den Haaren der Wasserblätter von Salvinia natans. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 41. Bd., 1923, S. 70.

*Coupin, H., Sur la prétendue formation de la chlorophylle à l'obscurité. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, 177. Bd., 1923, S. 279.

Courchet, L., Sur les chromoleucites des fruits et des fleurs. Bull. de la Soc. de Bot. de France, II. sér., 8. Bd., 1886, S. 178.

—, Recherches sur les chromoleucites. Ann. sc. nat. Paris, VII. sér., 7. Bd., 1888, S. 263.

Crato, E., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Beitr. z. Phys. d. Pflanzen, herausgeg. v. F. Cohn, 7. Bd., 1896.

Crüger, O., Untersuchungen über Mesekret und Autoplastensekret. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 39. Bd., 1921, S. 175.

Czapek, Fr., Neuere Literatur über Chlorophyll. Ztschr. f. Bot., 3. Bd., 1911, S. 43.

—, Referat über Willstätter, R., Untersuchungen über das Chlorophyll. X bis XVIII. Ztschr. f. Bot., 4. Bd., 1912, S. 321.

—, Zur Kenntnis der silberreduzierenden Zellsubstanzen in Laubblättern. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 1920, S. 246.

Dangeard, P. A., Sur l'adaption chromatique complémentaire chez les végétaux. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 153. Bd., 1911, S. 293.

—, Observations sur le chondriome de Saprolegnia, sa nature, son origine et ses propriétés. Bull. soc. mycol. France, 32. Bd., 1916, S. 87.

—, Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 166. Bd., 1918, S. 439.

Dehnecke, C., Über nicht assimilierende Chlorophyllkörner. Diss. Bonn, 1880.

Demoor, J., Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol., 13. Bd., S. 163, 1893.

Elfving, F., Über die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Oefversicht af Finska Vetenskap.-Soc. Förhandl., 28. Bd., 1886.

*Emberger, L., Observations sur les chloroplastes des Sélaginelles. Compt. rend. Soc. Biol., 88. Bd., 1923, S. 513.

Engelmann, Th. W., Farbe und Assimilation. Bot. Ztg., 41. Bd., 1883, S. 18.

—, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderungen der Färbung pflanzlicher Chlorophylle durch farbiges Licht. Ber. über Versuche von Dr. Gaidukov. Arch. f. Anatomie u. Physiologie, Physiol. Abt., 1902, S. 333.

—, Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen von Oscillarien nach Versuchen von Herrn N. Gaidukov. Ebenda, 1903, S. 214.

Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes und der Dunkelheit auf die Verteilung der Chlorophyllkörner in den Blättern von Mnium sp.? Jahrb. f. wiss. Bot., 6. Bd., 1867, S. 49.

Fitting, H., Referat über: G. Senn, Die Gestalt- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Mit einer Beilage: Die Lichtbrechung der lebenden Pflanzenzelle. Ztschr. f. Bot., 1. Bd., 1909, S. 145.

Forenbacher, A., Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 648.

Frank, B., Über lichtwärts sich bewegende Chlorophyllkörner. Bot. Ztg., 29. Bd., 1871, S. 209.

—, Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äußere Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., 8. Bd., 1872, S. 216.

*Friedrichs, G., Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei Helodea canadensis. Jahrb. f. wiss. Bot., 61. Bd., 1922, S. 430.

Fritsch, P., Über farbige körnige Stoffe des Zellinhalts. Jahrb. f. wiss. Bot., 14. Bd., 1884, S. 185.

Gaidukov, N., I. Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien. Anh. z. d. Abhdl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., 1902, S. 1.

Gaidukov, N., II. Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 21. Bd., 1903, S. 484.
—, Die komplementäre chromatische Adaption bei Porphyra und Phormidium. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 24, 1906, S. 1.
Geremiccia, M., Per una rivendicazione di priorità circa il dimorfismo dei cloroplastidi. Bull. Soc. Bot. Ital., 1912, S. 98.
Giovannozzi, M., Sul significato del dimorfismo dei granuli di clorofilla in alcune piante. Nuov. Giorn. Bot. Ital., 19. Bd., 1912, S. 39.
Görrig, E., Vergleichende Untersuchungen über den Carotin- und Xanthophyllgehalt grüner und herbstlich gelber Blätter. München 1917.
Guilliermond, A., Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 153. Bd., 1911, S. 219.
—, Sur les leucoplastes de Phajus grandifolius et leur identification avec les mitochondries. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 153. Bd., 1911a, S. 290.
—, Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de pomme de terre. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 153. Bd., 1911b, S. 1492.
—, Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux (leuco-, chloro- et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries. Arch. anat. microsc., 14. Bd., 1912, S. 309.
—, Sur les mitochondries des organes sexuels des végétaux. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 154. Bd., 1912a, S. 888.
—, Sur le mode de formation du pigment dans la racine de Carotte. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 155. Bd., 1912b, S. 411.
—, Quelques remarques nouvelles sur le mode de formation de l'amidon dans la cellule végétale. Compt. rend. Soc. Biol., 72. Bd., 1912c, S. 276.
—, Sur le mode de formation des chloroleucites dans les bourgeons des plantes adultes. Compt. rend. Soc. Biol., 72. Bd., 1912d, S. 459.
—, Mitochondries et plastes végétaux. Compt. rend. Soc. Biol., 73. Bd., 1912e, S. 7.
—, Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites. Compt. rend. Soc. biol. Paris, 73. Bd., 1912f, S. 86.
—, Sur les différents modes de formation de leucoplastes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 73. Bd., 1912g, S. 110.
—, Nouvelles observations sur le chondriome des champignons. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 156. Bd., 1913, S. 1781.
—, Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 156. Bd., 1913a, S. 1924.
—, Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 157. Bd., 1913b, S. 63.
—, Nouvelles remarques sur la signification des plastes de W. Schimper par rapport aux mitochondries actuelles. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 75. Bd., 1913c, S. 436.
—, Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'Iris germanica et de son évolution en leuco- et chromoplastes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 75. Bd., 1913d, S. 1280.
—, Nouvelles remarques sur les plastes des végétaux. Evolution des plastes et des mitochondries dans les cellules adultes. Anatom. Anzeiger, 46. Bd., 1914, S. 566.
—, Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe. Ber. d. Dtsch. botan. Ges., 32. Bd., 1914a, S. 282.
—, Sur la formation de l'amidon dans l'embryon avant la maturation de la graine. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 76. Bd., 1914b, S. 567.
—, Recherches sur le chondriome chez les champignons et les algues (Troisième contribution à l'étude des mitochondries). Rev. génér. de bot., 27. Bd., 1915, S. 193.
—, Sur une méthode permettant de colorer dans la cellule végétale les grains d'amidon au sein des mitochondries. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 79. Bd., 1916, S. 806.
—, Recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments du groupe des xanthophylles et des carotines. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 164. Bd., 1917, S. 232.
—, Observations vitales sur le chondriome de la fleur de Tulipe. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 164. Bd., 1917a, S. 407.

Guilliermond, A., Sur les altérations et les caractères du chondriome dans les cellules épidermiques de la fleur de Tulipe. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 164. Bd., 1917b, S. 609.
—, Nouvelles recherches sur les caractères vitaux et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des fleurs. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 80. Bd., 1917c, S. 643.
—, Sur les phénomènes cytologiques de la dégénerescence des cellules épidermiques pendant la fanaison des fleurs. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 80. Bd., 1917d, S. 726.
—, Sur la nature et le rôle des mitochondries des cellules végétales réponse à quelques objections. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 80. Bd., 1917e, S. 917.
—, Sur la nature et la signification du chondriome. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 166. Bd., 1918a, S. 649.
—, Mitochondries et système vacuolaire. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 166. Bd., 1918b, S. 862.
—, Sur l'origine mitochondriale des plastides. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 167. Bd., 1918c, S. 430.
*—, Sur l'évolution du chondriome et la formation des chloroplastes dans l'Elodea canadensis. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 85. Bd., 1921a, S. 462.
*—, Nouvelles observations sur l'origine des plastides dans les Phanérogames. Rev. gén. de bot., 33. Bd., 1921b, S. 401.
*—, Remarques sur la formation des chloroplastes dans le bourgeon d'Elodea canadensis. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 175. Bd., 1922, S. 283.
*—, et Mangenot, G., Sur l'Autoplastensekret et le Mesekret d'Arthur Meyer. Compt. rend. Soc. Biol., 89. Bd., 1923, S. 240.
*—, Sur la coloration vitale des chondriosomes. Compt. rend. Soc. Biol., 89. Bd., 1923, S. 527.
Haberlandt, G., Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzber. d. Wien. Akad. d. Wiss., 1876.
—, Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Österr. bot. Ztschr., 26. Bd., 1876, S. 249.
—, Über die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von Phaseolus vulgaris. Bot. Ztg., 35. Bd., 1877, S. 361.
—, Über das Assimilationssystem. Ber. d. dtsch. bot. Ges., 4. Bd., 1886, S. 206.
—, Die Chlorophyllkörner der Selaginellen. Flora, 71. Bd., 1888, S. 291.
—, Über die Plasmahaut der Chloroplasten in den Assimilationszellen von Selaginella Martensii. Ber. d. dtsch. bot. Ges., 23. Bd., 1905, S. 141.
—, Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., 1918.
Hauptfleisch, P., Untersuchung über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 24. Bd., 1892, S. 173.
Hausmann, W., Die photodynamische Wirkung des Chlorophylls und ihre Beziehung zur photosynthetischen Assimilation der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 46. Bd., 1909, S. 599.
*Heitz, E., Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten, nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengröße. Straßburg 1922. (I. H. Ed. Heitz.)
*—, Einige Bemerkungen über Chloroplastenteilung und Chloroplastengröße. Biol. Zentralbl., 45. Bd., 1925, S. 179.
*—, Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Ztschr. f. Zellforschung u. mikrosk. Anatomie, 2. Bd., 1925, S. 69.
Hildebrand, F., Anatomische Untersuchungen über die Farben der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., 3. Bd., 1863, S. 59.
Hofmeister, W., Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.
Hryniewiecki, B., Chromoplasten in den Dracaena-Wurzeln. Kosmos, Lemberg, 38. Bd., 1913, S. 1468.
Irving, A. A., The beginning of photosynthesis and the development of chloro phyll. Ann. of Bot., 24. Bd., 1910, S. 805.
Iwanowski, D., Ein Beitrag zur physiologischen Theorie des Chlorophylls. Ber. d. dtsch. bot. Ges., 32. Bd., 1914, S. 433.
Josopait, Über die photosynthetische Assimilationstätigkeit einiger chlorophyllfreier Chromatophoren. Diss. Basel 1900.
Karsten, G., Das Phytoplankton des antarktischen Meeres usw. Wiss. Ergebn. d. dtsch. Tiefsee-Exped. Herausgeg. v. C. Chun. 2. Bd., 1905.
Klebs, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehung zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1. Bd., 2. Heft 1883, S. 233.

Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ebenda, 2. Bd., 3. Heft, 1888, S. 489.

Knieр, H., und Minder, F., Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Ztschr. f. Bot., 1. Bd., 1909, S. 619.

Knoll, F., Über netzartige Plasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung. Sitzber. d. Wien. Ak. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., I. Abt., 117. Bd., 1908, S. 1227.

Kny, L., Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. Ber. d. dtsch. bot. Ges., 15. Bd., 1897, S. 388.

Kolkwitz, K., Die Wachstumsgeschwindigkeit der Chlorophyllbänder von Spirogyra. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

—, Über das Schicksal des Chlorophylls bei der herbstlichen Laubverfärbung. Ber. d. dtsch. bot. Ges., 37. Bd., 1919, S. 2.

Kraus, G., Die Entstehung der Farbstoffkörper in den Beeren von Solanum Pseudocapsicum. Jahrb. f. wiss. Bot., 8. Bd., 1872, S. 131.

—, Über winterliche Verfärbung immergrüner Gewächse. Bot. Ztg., 30. Bd., 1872a, S. 109.

—, Über die winterliche Verfärbung grüner Pflanzenteile. Bot. Ztg., 32. Bd., 1874, S. 406.

Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströme. Jahrb. f. wiss. Bot., 39. Bd., 1904, S. 273.

Küster, E., Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle. Ztschr. f. allgem. Physiol., 4. Bd., 1904, S. 221.

—, Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentrationen auf die Orientierungsbewegungen der Chromatophoren. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 23. Bd., 1905, S. 254.

—, Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 24. Bd., 1906, S. 255.

—, Über amöboide Formveränderungen der Chromatophoren der höheren Pflanzen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 362.

—, Zelle und Zellteilung. Handwörterbuch d. Naturwiss., 10. Bd., Jena 1915, S. 748.

Kylin, H., Über Phykoerythrin und Phykocyan bei Ceramium rubrum. Ztschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler), 69. Bd., 1910, S. 169.

—, Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen. Ztschr. f. phys. Chemie, 76. Bd., 1912, S. 396.

*Lapique, L., et M., Excitabilité électrique des chromatophores chez les Spirogyres. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 88. Bd., 1923, S. 507.

*—, et Saint-Firmin, Liacre de, Sur l'irritabilité des chromatophores de Spirogyres. Ebenda, 88. Bd., 1923, S. 669.

Lewis, F. J., The action of light on Mesocarpus. Annals of bot., 12. Bd., 1898, S. 418.

Lewitzki, G., Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 685.

—, Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von Elodea canadensis. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911a, S. 697.

Lidforss, B., Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds Universitets Arsskrift, N. F., Afd. 2, 4. Bd., Nr. 1, 1908; Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar, N. F., 19. Bd., Nr. 1, 1908.

Liebaldt, E., Über die Wirkung wäßriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner. Ztschr. f. Bot., 5. Bd., 1913, S. 65.

—, Über das Chlorophyllkorn. Sitzber. „Lotos", 60. Bd., 1912, S. 193.

Lindt, O., Über die Umbildung der braunen Farbkörper der Neottia nidus avis zu Chlorophyll. Bot. Ztg., 43. Bd., 1885, S. 825.

Linsbauer, K., und Abranowicz, E., Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., I. Abt., 118. Bd., 1909, S. 137.

—, und Senn, G., Zur Frage der Chloroplastenbewegung. Ztschr. f. Bot., 2. Bd. 1910, S. 129.

*—, Über Teilungsanomalien und metaplastische Chlorophyllbildung in der Epidermis von Monstera. Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten, 34. Bd., 1924, S. 220.

Liro, I., Über die photochemische Chlorophyllbildung bei den Phanerogamen. Ann. ac. scientiarum fennicae, Ser. A, 1. Bd., 1908, S. 1.

Lubimenko, W., Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. Ann. sc. nat. bot., 7. Bd., 1909, S. 321.

Lubimenko, W., La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne. Rev. génér. Bot., 20. Bd., 1909, S. 162.
—, Nouvelles recherches sur les pigments des chromoleucites. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 160. Bd., 1915, S. 277.
*Lublinorowna, K., Über die Plastiden in der Eizelle von Podophyllum peltatum. Acta soc. bot. Poloniae, 2. Bd., 1925, S. 225.
*Lüders, J. E., Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. Bot. Ztg., 20. Bd., 1862, S. 41.
Luxenburgowa, A., Zur Frage der Anwesenheit von Plastiden in den generativen Zellen. Ebenda, 2. Bd., 1925, S. 228.
Maximow, A., Über Chondriokonten in lebenden Pflanzenzellen. Anat. Anz., 43. Bd., 1913, S. 241.
—, Sur les méthodes de fixation et de coloration des chondriosomes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 79. Bd., 1916, S. 462.
—, Sur la structure des chondriosomes. Ebenda, 79. Bd., 1916a, S. 465.
Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., 25. Bd., 1905, S. 593.
Meves, F., Was sind Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. Arch. f. mikrosk. Anat., 84. Bd., 1914, S. 279.
—, Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrage von C. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Arch. f. mikrosk. Anat., 87. Bd., 1915, S. 287.
—, Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. Meyer. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 34. Bd., 1916, S. 333.
—, Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., 83. Bd., 1916 a, S. 3.
—, Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., 89. Bd., I. Abt., 1917, S. 249.
Meyer, A., Über Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Zentralbl., 12. Bd., 1882, S. 314.
—, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883.
—, Über Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg., 41. Bd., 1883 a, S. 489.
—, Die Trophoplasten. Zusammenfassung der Resultate der neueren Arbeiten über die Chlorophyllkörner. Biol. Zentralbl., 4. Bd., 1885, S. 97.
—, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena, Fischer, 1895.
—, Bemerkungen zu G. Lewitzky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 158.
—, Das während des Assimilationsprozesses in den Chloroplasten entstehende Sekret. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 35. Bd., 1917, S. 586.
—, Die „Hülle" der Chromatophoren. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 40. Bd., 1922, S. 161.
Micheli, M., Quelques observations sur la matière colorante de la chlorophylle. Arch. d. Sciences de la Bibl. de Genève, 29. Bd., 1867. S. 26.
Michler, W., Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls. Diss. Tübingen 1837.
Mikosch, C., Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung. Österr. bot. Ztschr., 1877, S. 42.
—, Über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., 1878.
Millardet, A., Note sur une matière colorante nouvelle découverte dans la tomate. Nancy 1876.
*Mirande, M., Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléolaires du protoplasme des Chara. Compt. rend. Ac. sc. Paris, 168. Bd., 1919, S. 283.
Möbius, M., Über die Größe der Chloroplasten. Ber. d. dt. bot. Ges. 1920, S. 224.
Mohl, H. von, Über die winterliche Färbung der Blätter. Diss. 1837. Vermischte Schriften botan. Inhalts, 19. Bd., Tübingen 1845, S. 375.
—, Über den Bau des Chlorophylls. Bot. Ztg., 13. Bd., 1855, S. 89.
Molisch, H., Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 20. Bd., 1902, S. 442.
—, Die Kohlensäureassimilationsversuche mittels der Leuchtbakterien-Methode. Bot. Ztg., 62. Bd., 1904, S. 1.
—, Das Chlorophyllkorn als Reduktionsorgan. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, I. Abt., 127. Bd., 1918.

Molisch, M., Zur Silberreduktion der Chlorophyllkörner. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 39. Bd., 1921, S. 136.
Moore, Spencer le Marchant, Studies in vegetable biologie. III, IV. The influence of light upon protoplasmic movement. The Journal of the Linnean Society, Botany, 24. Bd., 1888, S. 200, S. 351.
Moreau, F., Le chondriome et la division des mitochondries chez les Vaucheria. Bull. Soc. bot. de France, 61. Bd., 1914, S. 139.
Mottier, D. M., Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. Ann. of Bot., 32. Bd., 1918, S. 91.
—, On certain plastids with special reference to the protein bodies of Zea and Ricinus and Conopholis. Ann. of bot., 35. Bd., 1921, S. 349.
Nadson, G., Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Versuche mit Phormidium laminosum und Oscillaria amphibia. Bull. du jardin imp. bot. St. Pétersbourg, 8. Bd., 1908.
Nicolosi-Roncati, F., Genesi dei cromatofori nelle Fucoidee. Bull. Soc. bot. Ital., 1912, S. 144.
Noll, F., Das Leuchten der Schistostega osmundacea. Arbeit. d. bot. Inst. zu Würzburg, 3. Bd., 1888, S. 477.
Oltmanns, F., Über die photometrische Bewegung der Pflanze. Flora, 75. Bd., 1892, S. 183.
—, Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., 23. Bd., 1892, S. 349.
—, Morphologie und Biologie der Algen. 1905.
Ormann, E., Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux. I. Le sac embryonnaire des Liliacées. La Cellule, 28. Bd., 1913, S. 365.
Pascher, A., Cyrtophora, eine neue tentakeltragende Chrysomanade aus Franzensbad und ihre Verwandten. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 112.
Pascher, A., Zwei braune Flagellaten. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 190.
Pensa, A., Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Boll. Soc. med. chir. Pavia, 1910, S. 31. (Anat. Anz., Jena 1910, 37. Bd., S. 325.)
—, Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Considerazioni sulla derivazione dei cloroplasti e sui mitocondri delle cellule vegetali. Rend. Ist. Lomb. 2, 44. Bd., p. 706, 1911.
—, Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitocondri, cloroplasti). Arch. f. Zellforsch., 8. Bd., 1912, S. 612.
Perroncito, A., Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondri, cromidi a apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Il fenomeno della diacinesi. Mem. r. Acc. Lincei, 5, 8. Bd., 1910, S. 226.
Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
—, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., 2. Bd., Leipzig 1904.
Ponomarew, A., Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 32. Bd., 1914, S. 483.
Prillieux, E., Mouvements de la chlorophylle dans les Sélaginelles. Compt. rend., Bd. 78, 1874, S. 506.
—, Sur les conditions qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis. Compt. rend., 78. Bd., 1874 a, S. 750.
Pringsheim, N., Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 12. Bd., 1879, S. 288.
—, E. G., Bemerkungen zu Iwanowskis „Beitrag zur physiologischen Theorie des Chlorophylls". Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 33. Bd., 1915, S. 379.
Retzius, G., Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikrosk. Anatomie, 84. Bd., 1914, S. 175.
Richter, P., Über den Wechsel der Farbe bei einigen Süßwasseralgen, insbesondere den Oscillarien. Bot. Zentralbl., 1880, S. 605.
Rothert, W., Über Chromoplasten in vegetativen Organen. Bull de l'acad. des sciences de Cracovie, classe des sciences mathém. et natur., série B, 1912, S. 189.
—, Neue Untersuchungen über Chromoplasten. Ebenda, 1914, S. 1.
Rudolph, W., Chondriosomen und Chromatophoren. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 30. Bd., 1912, S. 605.
—, Das Chondriom der Pflanzenzelle. Vorläufige Mitteilung. Sitz.-Ber. „Lotos". 60. Bd., 1912 a, S. 197.

*Ruhland, W., und Wetzel, K., Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 42. Bd., 1924, S. 3.
Sachs, J., Über das abwechselnde Erbleichen und Dunkelwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Verhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-physik. Kl., 2. Bd., 1859, S. 226.
—, Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. Flora, 45. Bd., 1862, S. 129.
—, Über den Einfluß des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Bot. Ztg., 20. Bd., 1862, S. 365.
—, Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora, 46. Bd., 1863, S. 193.
—, Handbuch der Experimental-Physiologie des Chlorophylls. Flora, 46. Bd., 1863, S. 193.
—, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
Sanio, C., Über endogene Gefäßbündelbildung. Bot. Ztg., 22. Bd., 1864, S. 193.
Sapehin, A. A., Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 29. Bd., 1911, S. 491.
—, Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. Arch. f. Zellforsch., 13. Bd., 1915, S. 319.
—, Ein Beweis der Individualität der Plastiden. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 31. Bd., 1913, S. 321.
—, Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 31. Bd., 1913, S. 14.
—, Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. Odessa 1913.
Schaarschmidt, G., A chlorophyll osztód-ásáról. (Über die Teilung des Chlorophylls.) Magyar növénytani Lapok. IV. 1880, S. 33. Ref. im Bot. Zentralbl., 1. Bd., 1880, S. 457.
Scherrer, A., Die Chromatophoren und Chondriosomen von Anthoceros. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 31. Bd., 1913, S. 493.
—, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Diss. Zürich und Flora, 107. Bd., 1915, S. 1.
Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Ztg., 1880, S. 881.
—, Über die Gestalt der Stärkekörner und Farbkörper. Bot. Centralbl., 12. Bd., 1882, S. 175.
—, Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbstoffkörper. Bot. Ztg., 41. Bd., 1883, S. 105.
—, Erwiderung. Bot. Ztg., 41. Bd., 1883 a., S. 808.
—, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., 16. Bd., 1885, S. 1.
Schmidt, P., Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Diss. Breslau 1870.
—, E. W., Neuere Arbeiten über pflanzliche Mitochondrien. Ztschr. f. Bot., 4. Bd., 1912, S. 707.
—, Pflanzliche Mitochondrien. Progr. rei botan., 4. Bd., 1912 a, S. 163.
Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Verhandl. d. naturwiss. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 40. Bd., 1883.
—, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 15. Bd., 1884, S. 1.
Schneider, H., Einige Ergebnisse und Kontroversen der Chondriosomenforschung. Naturwiss. Wochenschr. N. F., 11. Bd., 1912, S. 225.
Schorler, Komplementäre Anpassung der Organismen der Schwarzwasserteiche. Verhandl. dtsch. Naturforscher u. Ärzte, naturwiss. Abt., 2. Bd., 1907, S. 237.
*Schroeder, H., Die Kohlendioxyd-Versorgung der Chloroplasten. Flora, 17. Bd., 1924, S. 270.
*Schürhoff, P. N., Die Plastiden. In Linsbauer, Handbuch d. Pflanzenanatomie, 1. Abt., Berlin 1924.
Seliber, G., Sur les pigments des graines de quelques plantes. Compt. rend. Soc. biol. Paris, 79. Bd., 1916, S. 793.
Senn, G., Die Dunkellage der Chlorophyllkörner. Verhandl. d. schweizer. naturforsch. Ges., 87. Jahresversamml., 1904, S. 244.
—, Les chromatophores de quelques plantes vasculaires dépourvues de chlorophyll. Arch. d. Sciences Genève, 24. Bd., 1907.
—, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.

Senn, G., Referat über: Linsbauer, K., u. Abranowicz, E.: Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen. Ztschr. f. Bot., 1909, S. 592.
—, Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chloroplasten. I. u. II. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 27. Bd., 1909, S. 12.
—, Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. III. Die Chromatophorenverlagerung in den Palisadenzellen mariner Rotalgen und grüner Laubblätter. Verhandl. d. naturforschenden Ges. in Basel, 28. Bd., 2. Teil, 1917, S. 104.
—, Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren, IV. u. V. Ztschr. f. Bot., 11. Bd., 1919, S. 81.
Stahl, E., Über den Einfluß der Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg., 38. Bd., 1880, S. 297.
—, Über den Einfluß der Beleuchtung auf das Wachstum der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Jenaisch. Ges. f. Med. u. Naturw. f. d. J. 1882. Jena 1883, S. 25.
—, Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht, Vergilbung und Etiolement. Jena 1909.
Stauffacher, Die Chondriosomen in tierischen und pflanzlichen Zellen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges., 96. Bd., 1913, S. 248.
Stern, K., Untersuchungen über Fluoreszenz und Zustand des Chlorophylls in lebenden Zellen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 38. Bd., 1920, S. 28.
Stoklasa, I., Brdlik, V., u. Ernest, A., Zur Frage des Phosphorgehaltes des Chlorophylls. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 27. Bd., 1909, S. 10.
Trecul, Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Ann. des sc. natur. Botanique, 4. série, 10. Bd., 1858, S. 10.
Tschirch, A., Untersuchungen über das Chlorophyll. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 1. Bd., 1883, S. 137.
—, Zur Morphologie der Chlorophyllkörner. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 1. Bd., 1883, S. 202.
*Twiss, W. C., A study of plastids in Preissia and corn. Amer. Journ. of bot., 1919, S. 217.
*Ullrich, H., Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweißbildung in den grünen Pflanzen. Ztschr. f. Bot., 16. Bd., 1924, S. 513.
Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1846, S. 38.
Ursprung, A., Über die Stärkebildung im Spektrum. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 35. Bd., 1917, S. 44.
—, Über die Absorptionskurve des grünen Farbstoffes lebender Blätter. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 36. Bd., 1918, S. 73.
—, Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 36. Bd., 1918 a, S. 86.
—, Energiekurven des vom Farbstoff grüner Blätter absorbierten Lichtes. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 36. Bd., 1918 b, S. 111.
—, Über das Vorhandensein einer photochemischen Exstinktion beim Assimilationsprozeß. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 36. Bd., 1918 c, S. 122.
Velten, W., Aktiv oder passiv? Österr. bot. Ztschr., 1876, S. 77.
Vouk, V., Laubfarbe und Chloroplastenbildung bei immergrünen Holzgewächsen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. i. Wien, Mathem.-naturw. Kl., 117. Bd., I. Abt. 1908.
—, Die Chondriosomenlehre als ein Problem der pflanzlichen Zellforschung. Die Naturwissenschaften, 1. Bd., 1913, S. 578.
*—, Über den plastidogenen Ursprung der Aleuronkörner. Acta Inst. Bot. R. Univ. Zagreb, 1. Bd., 1925, S. 37.
Weber, F., Notiz zur Kohlensäureassimilation von Neottia. Ber. d. Dtsch. bot., Ges., 1920, S. 233.
Weiss, Ad., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Farbstoffes in Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 50. Bd., I. Abt., 1864, S. 6.
—, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Farbstoffes in Pflanzenzellen. Ebenda, 54. Bd., I. Abt., 1866, S. 157.
—, Über spontane Bewegungen und Formveränderungen von pflanzlichen Farbstoffkörpern. Ebenda, 90. Bd., I. Abt., 1884, S. 91.
Wiesner, J., Untersuchungen über den Farbstoff einiger für chlorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot., 8. Bd., 1872, S. 575.
—, Über die Beziehung des Lichtes zum Chlorophyll. Österr. bot. Ztschr., 1874, S. 257.

Wiesner, J., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls. Wien 1876.
Willstätter, R., u. Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.
Winkler, H., Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 32. Bd., 1898, S. 525.
Wilschke, A., Über die Fluoreszenz der Chlorophyllkomponenten. Ztschr. f. wiss. Mikroskopie, 31. Bd., 1914, S. 338.
Wisselingh, C. van, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beih. z. bot. Centralbl., 24. Bd., II. Abt., 1909, S. 133.
—, Über die Nachweisung und das Vorkommen von Karotinoiden in der Pflanze. Flora, 107. Bd., 1915, S. 371.
Wittrock, V. B., On the Spore-formation of the Mesocarpeae and especially of the new Genus Gonatonema. Bihang till svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 5, Nr. 5, 1878.
Woycicki, Z., Über die mitochondrienähnlichen Gebilde in den Gonotokonten und Gonen bei Malva silvestris. Sitz.- Ber. d. Warschauer Ges. d. Wiss., 5. Bd., 1912, S. 167.
Zimmermann, A., Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., 8. Bd., 1890, S. 95.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. 1. Bd., 1893.

Autorenverzeichnis.

Abderhalden 60, 62, 249, 273, 361, 442, 448, 491, 587, 824
Abranowicz 808, 818, 822, 828, 832
Ackermann 445, 517, 518, 587
Adami 42, 587
Adriani 398
Aé 363, 587
Agardh 634
Agduhr, E. 748, 755, 783
Aggazotti 419, 587
Albrecht 1, 225, 230, 241, 244, 587
Allen 462
Altmann 37, 114, 118, 119, 121, 122, 128, 130, 131, 144, 147, 148, 151, 154, 156, 165, 167, 168, 277, 302, 383, 463, 485, 587
Alvarado, S. 824
Alverdes 229, 587
Amadei 55, 67, 75, 81, 83, 587
Amar 363, 587
Amici 634, 752, 754, 783
André 363
Andrews 10, 189, 193, 206, 215, 216, 283, 424, 425, 433, 587
Anigstein 272, 587
Apathy, St. 702, 707, 708, 717, 783
Arnaud 391, 587
Arnold 37, 151, 156, 266, 306, 479, 587, 764, 765, 766
Arnoldi 587, 824
Asai, Takeshiro 712, 714, 716, 717, 747, 783
Aschoff 42, 299, 381, 383, 384, 587, 588
Askenasy, E. 824
Atwater 2, 588
Auerbach 226, 588
—, L. 104, 588
Awerinzew 435

Baccarini 83, 88, 588
Bachmann 291, 588
Bailey 588
Balbiani 230, 233, 236, 435, 436, 588
Baldwin, M. 747, 783
Ballowitz 107, 110, 111, 152, 153, 514, 588, 634
Bally 146, 588
Bambeke, van 55, 103, 105, 588
Bang 383, 588
—, I. 168, 517, 588
Barbieri 382
Bardeen 710, 717
Bardeleben, K. v. 107, 108, 588, 755, 783
Barfurth 268, 270, 272, 273, 556, 567, 568, 569, 573, 588
Barger 252
Bary, A. de 289, 290, 308, 362, 363, 394, 395, 422, 519, 539, 546, 588, 634, 657, 661, 662, 783, 808, 824
Batalin, A. 824
Battelli 667, 783
Bayli 83
Beauverie 173, 175, 179, 588, 589
Bechhold 589
Becker 267, 589
Behrens 311, 589
Beijerinck 250, 262, 288, 589
Belajeff 189, 513, 589
Bell 766
Belzung 173, 175, 259, 363, 589, 824
Benda 99, 114, 118, 119, 130, 131, 137, 141, 142, 143, 144, 145, 147, 148, 151, 152, 153, 158, 159, 162, 164, 167, 168, 280, 315, 316, 589, 688, 700, 704, 710, 730, 733, 741, 767, 780, 783
Benecke 185, 288, 362, 363, 366, 589
Beneden, van 485, 634
Berg 155, 156, 172, 173, 589
—, W. N. 781, 783
Bergh 305, 589
Berghs 190, 589
Bernard 400, 589
—, Cl. 777, 778, 783
Bernardini, L. 824
Bernhard 210, 211
Bernstein 421, 634, 781, 783
Bertau 313
Berthelot 363
Berthold 5, 10, 11, 25, 55, 119, 191, 192, 289, 341, 342, 343, 344, 393, 394, 446, 589, 632, 634, 783
Bertkau 589
Best 267, 269, 589, 765
Bethe 480, 589
Bettels 288
Biedermann 31, 105, 109, 111, 308, 403, 590, 635, 637, 647, 752, 781, 783
Bielschowsky 757
Bielstein 367, 379, 590
Bierberg 6, 590
Billroth 573

Binz 53, 92, 590, 824
Biondi 278, 590, 730, 732, 737, 741, 745
Bizzozero 107, 553, 580, 590
Blaas, E. 776, 778, 786
Blackmann 170, 590
Blenk 341, 342, 590
Blunck 253
Boeke 707, 748, 755, 757, 783
Boheman 566, 567, 569, 590
Boehm 757, 771, 778
Böhm 128, 278, 280, 590, 779, 824
Böhmig 240
Böttcher 108, 590
Bokorni s. Bokorny
Bokorny 342, 590, 675, 784
Boll 551, 552
Bonaventura, C. 824
Bönicke, L. 824
Bonin 238
Bonn 238
Bonnet 590, 611
Boresch, K. 824
Bornet, E. 626
Borodin 363, 391, 590, 808, 820, 824
Borovikov, G. A. 824
Borowmann 397
Borzi 88, 590
Botazzi 14, 31, 401, 419, 441, 453, 509, 590, 664, 666, 678, 784
Botezat, E. 784
Boubier 669, 784
Bouin 145, 468, 469
—, M. 590
—, P. 590
Boveri 143, 472, 548, 590, 634
Bower, F. O. 669, 784
Bragg, W. H. 44
—, W. L. 44
Brahm 274, 275, 289, 293, 305, 590
Brammertz 37, 268, 269, 590
Brand 481, 590
Brandau 178
Brandt 436
Brault 271
Braumüller 619
Braun 392, 596, 640, 784
Braunell 277
Brauns 42, 591
Brdlik, V. 832
Bredow 173, 591, 824
Bremer 756, 757, 784
Briosi 323, 591
Bristoll 277
Bronn 548, 591
Browicz, T. 107, 108, 591
Brown 638, 639
Browne 227, 591
Brück 687, 704, 705, 710, 711, 712, 717, 784
Brücke 752, 784
Brüel, L. 225, 231, 238, 241, 244, 591, 664, 784
Brümmer 556
Bruni 552
Brunnengräber 495
Brunnthaler, J. 824
Bruns 259, 260, 591
Brusoff 181, 591
Bruyne, de 567, 568, 569, 570, 591
Buchholz 286
Buchner 172
Buder 540, 591
Bütschli 5, 9, 23, 26, 27, 186, 247, 253, 254, 259, 260, 270, 271, 272, 409, 410, 411, 419, 421, 463, 591, 634, 657, 710, 784
Buglia, G. 775, 784
Bukowski 286
Bullard 766
Bunge 487
Burchardt 471, 591
Buscalioni 259, 361, 591, 825

Cahn-Bronner 592
Cajal 144, 580, 592, 735, 752, 755, 761, 784
Calabbro 380, 592
Campbell 480, 481, 592
Carlier 243, 555, 556
Carnel 592
Carnot 639, 640
Carnoy 226, 227, 231, 232, 237, 238, 266, 269, 592, 634, 784
Carter, N. 825
Casper 749, 771, 784
Cavalié 778, 784
Cavara 592
Cavers, F. 825
Certes 270, 272, 592
Chamberlain 170, 592
Chemielewski 67, 69, 75, 79, 83, 101, 592
Chemineau 393, 592
Chodat 669, 784
Cholodnyj, N. 825
Chuard 363
Ciaccio 156, 167, 173, 278, 302, 383, 592, 766
Cienkowski 422, 539, 634, 784
Clapp 61
Claussen 189, 199, 200, 212, 592
Clautriau 261, 262, 264, 392, 393, 595
Cloetta 556
Cohn 8, 67, 73, 75, 77, 83, 100, 108, 109, 420, 553, 554, 556, 580, 592, 598
Cohnheim 48, 62, 63, 64, 66, 442, 443, 445, 483, 491, 502, 504, 592, 721, 761, 765
Conrad 592
Correns 253
Coulter 521, 592
Coupin, H. 825
Courchet, L. 825
Cramer 615, 667
Crato 410, 411, 412, 413, 414, 592, 813, 825
Cremer 262, 592
—, M. 269, 593
Crüger, O. 825

Cuénot 104
Curtius 322, 323, 333, 593
Czapek 245, 255, 261, 273, 274, 275, 276, 281, 282, 283, 289, 291, 294, 295, 296, 361, 362, 363, 382, 395, 396, 424, 506, 593, 666, 784, 825

Dafert, F. W. 612
Dahle 293, 610
Dall, D. 775
Dangeard 189, 593, 825
Darbishire 259, 260, 261, 593
Darwin 462, 593
Dastre 302, 593
Datti 279
Dautschakoff 552
Debaisieux 627
Debeyre 479, 593
Debski 189, 193, 212, 593, 653, 784
De Candolle 634
Deen, van 593
Degen 413, 593, 675, 676, 784
Dehmel 400, 593
Dehnecke 434, 593, 632, 784, 808
Dehneke s. Dehnecke
Dekker 392, 393, 593
Delafield 65, 269, 527
Delage 461, 593
De-La-Rue 380, 593
Deleano 14, 448, 453, 593, 613
Demoll 267, 589
Demoor 808, 825
Derschau, v. 593
Detmer 440, 462, 593
Dietrich 279
Digby 595
Dippel 173, 176, 360, 593
Dobié 749, 752
Doflein 104, 183, 185, 199, 228, 292, 419, 435, 593, 594, 653, 654, 655, 656, 657, 659, 784
Dogiel, A. S. 755, 784
Dorée 382
Doyère 755, 756, 772
Drasch 567
Driesch 1, 594
Du Bois Reymond 774, 775
Duesberg 37, 128, 130, 141, 145, 148, 149, 151, 152, 153, 154, 157, 158, 160, 162, 164, 166, 167, 464, 594, 710, 712, 718, 784
Dufour 75, 83, 88, 594
Dufur s. Dufour
Duggar 192
Dutrochet 634

Ebbecke 775, 785
Ebener, v. 552
Eberdt 92, 97, 594
Eberhardt 14, 594
Eberth 553, 748, 785
Ebner, V. v. 107, 110, 170, 551, 557, 558, 562, 594, 747, 785
Ehrenberg 657
Ehrlich 182, 268, 462, 730, 732, 737, 741, 745
Eisen 465
Eisenberg 278, 279, 291
Elfving 195, 594, 808, 825
Elsberg 580
Emberger 825
Embleton, A. 238, 627
Emmerling 594
Enderlein 752, 753, 785
Engelmann, Th. W. 5, 635, 636, 637, 686, 700, 701, 703, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 727, 728, 748, 754, 771, 772, 773, 776, 780, 781, 785, 825
—, Ph. W., s. Engelmann, Th. W.
Engler 594
Ensch 265, 594
Ergoyez 190
Erhardt 393, 594
Erlanger 585, 586, 594
Ernest, A. 832
Ernst 158, 594
Errera 261, 262; 265, 392, 393, 594, 595
Evans, C. L. 781, 785
Evens 474, 595
Ewart, A. J. 6, 9, 595, 635, 675, 785
Eykleshymer 717

Fabre 634
Fairchild 189, 191, 216, 595
Faivre 397, 595
Famintzin 808, 820, 825
Farmer 189, 192, 595
Fauré-Fremiet 153, 157, 162, 163, 166, 167, 168, 277, 279, 280, 419, 468, 595, 766
Faussek 235, 595
Fehling 62, 247, 271, 394
Felter, M. 775, 792
Fernbach 247
Fichera 266, 268, 595
Fick 227, 421, 595, 774
Fickendey 397, 595
Field 252
Fischel 463, 474, 475, 478, 479, 480, 483, 595
Fischer 181, 185, 253, 259, 263, 264, 285, 467, 469, 485, 486, 504
—, A. 245, 264, 394, 440, 464, 484, 486, 521, 595
—, H. 255, 595
—, R. 596
Fischler 596
Fitting 596, 683, 785, 813, 817, 825
Flade 21, 23, 596
Flemming 65, 137, 139, 143, 147, 155, 157, 167, 170, 173, 176, 191, 194, 201, 211, 213, 219, 224, 225, 232, 234, 235, 236, 239, 244, 344, 367, 421, 463, 464, 468, 471, 472, 473, 485, 526, 550, 551, 552, 553, 555, 569, 572, 596, 730
Flögel 752
Flückiger 286, 289, 596
Foà 584, 596

Fol 634, 700, 785
Forenbacher 122, 146, 149, 596, 825
Föttinger 757, 785
Fouard, E. 596
Frank 363, 375, 596
—, B. 808, 825
—, O. 781, 785
Frankfurter, W. 774, 785
Franz, A. W. 714, 785
Franzé 190, 596
Franzen 322, 323, 593
Fredericq 724, 728
Frémy 105, 106, 172, 627
Frenzel, Joh. 105, 109, 110, 111, 596
Freundlich 483, 666
Frey 687
—, E. 778, 785
—, M. v. 774, 775, 781, 785
Friedrich 44
Friedricher 279
Friedrichs, G. 825
Fries, E. 596
Fritsch 397, 562, 596, 793, 794, 825
Fröchtling 506
Fromann 463, 519
Fuchs 375
Fuchs-Braun 76
Fühner 478
Fund 596
Fünfstück 392, 596
Fürbringer 108, 559, 596, 597
Fürth, O. v. 269, 271, 596, 781, 785

Gaidukov s. Gaidukow
Gaidukow 419, 596, 825, 826
Galeotti 474
Galton 597
Gardiner 83, 522, 523, 527, 528, 530, 535, 543, 597, 603, 669
—, D. 785
Gardner 216, 382
Garjeanne 350, 351, 352, 353, 354, 597
Garnier 243, 567, 570
Garten 580, 597
—, J. 785
—, S. 778
Gärtner 556
Gathy 238
Gatin-Gruzewska 249, 266, 268, 597
Gaule 226
Gaupp 301, 597
Gegenbaur 597
Georgevitch 217, 597
Gerber 396, 597
Geremiccia, M. 826
Gertz 392, 394, 489, 490, 597
Gessler, H. 785
Géza-Zemplén 249, 597
Giardina 238
Gibbs 666
Gicklhorn 67, 75, 83, 597
Gierke 266, 267, 598
Giessler 393, 598
Gildenmeister 345, 347, 348, 349, 598
Gilio-Tos 162, 598
Gilson 232, 235, 598
Giovanozzi, M. 826
Glikin 273, 302, 305, 306, 382, 383, 598
Godfrin 173, 598
Godlewski 323, 598, 709, 710, 711, 712, 714, 716, 717, 718, 723
—, E. 785
Goeppert 8, 420, 598
Görrig, E. 826
Gohlke 448, 598, 611
Goldschmidt 227, 598
Golenkin 189, 391, 598
Golgi 569, 761, 767
Golowinski 551, 552
Goris 393, 598
Goroschankin 170, 190, 519, 598
Graham 18, 21, 421
Gram 183, 464
Greeff 657
Griggs 256, 598
Grimme 181, 182, 187, 487, 598
Gris 84, 174, 175, 176, 598
Groom 173, 176, 598
Grosse-Allermann 657, 785
Grossmann 273, 598
Gruber 405, 436, 438, 657, 785
—, A. 434, 435, 437, 598
—, K. 435, 598
Grübler 223, 224, 279, 484, 486, 731
Grützner 567, 598, 774, 775, 776, 780, 785
Gruzewska, Z. 598
Günther 227
Gürber 48, 49, 51, 495
Guignard 215
Guilliermond 118, 119, 146, 147, 148, 149, 150, 173, 175, 176, 179, 183, 186, 187, 599, 600, 826, 827
Guiol 396
Gurwitsch 243, 406, 409, 600
Guth 775
Gutherz, S. 753, 771, 785
Guttenberg, H. v. 380, 381, 600

Haacke 600
Haberlandt 284, 308, 309, 343, 394, 395, 600, 808, 809, 818, 822, 827
Hadzi, J. 103, 104, 600
Haeckel, E. 5, 104, 462, 600
Häcker, V. 225, 230, 233, 234, 238, 243, 244, 600
Häggquist, G. 707, 712, 714, 715, 716, 718, 723, 727, 728, 754, 773, 786
Hänsel, S. 786
Hagen, F. 335, 600
Halliburton 445, 509, 600
Hamburger 185, 509, 600
Hammar 572, 600
Hammarsten 155, 361, 508, 509, 600
Handwerk 277
Hansemann, D. 600

Hansen 259, 260, 394, 551, 552, 559, 560, 689, 714, 728
—, A. 600
—, C. C. 601
Hansteen 667
Hansteen-Cramer s. Hansteen-Cranner
Hansteen-Cranner 786
Hanstein 30, 407, 414, 440, 601, 672, 786
Harden 262, 264
Harder 601
Hardy 22, 409, 601
Harper 189, 601
Harrison 251
Hartig 84, 173, 176, 177, 601, 672
Hartmann 227, 552
—, A. 561, 601
Hartnack 723
Hartwich 277, 375, 601
Harvey-Gibson 391, 601
Harz, C. O. 253, 601
Hatai 601
Hatschek 462, 601
Hauptfleisch 6, 189, 601, 634, 786, 822, 823, 827
Hausmann, W. 827
Hecht, K. 669, 670, 681, 786
Hefftter s. Hefter
Hefter 273, 301, 478, 601
Hegler 102, 264, 601
Heidenhain, M. 30, 37, 106, 143, 152, 183, 192, 194, 214, 225, 226, 229, 230, 241, 243, 244, 285, 302, 315, 367, 374, 377, 387, 388, 403, 408, 457, 460, 462, 464, 480, 483, 486, 545, 548, 550, 554, 555, 556, 562, 564, 565, 566, 567, 569, 573, 577, 601, 632, 686, 688, 700, 701, 703, 707, 708, 710, 711, 712, 714, 716, 718, 719, 720, 721, 722, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 732, 737, 740, 741, 745, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 758, 759, 760, 761, 762, 765, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 786
Heider 235, 245, 513, 548
Heilbronn 9, 601
Heine 434, 483, 602
Heinricher 53, 55, 56, 57, 58, 75, 81, 83, 92, 392, 602
Heinze 602
Heinzerling, O. 40, 55, 72, 74, 100, 101, 181, 182, 184, 185, 188, 288, 394, 415, 416, 602
Heitz, E. 827
Heitzmann 421, 463, 553, 602
Helmholtz 639, 786
Helsmortel 119, 121, 147, 149, 604
Henckel 259, 261, 602
Henneberg 181, 183, 187, 566, 567, 571, 602
Henneguy, F. 553, 602, 749, 786
Henri 397
Hensen 725, 726, 752, 763
Hermann 462, 468, 472, 485
Herrick 229, 602
Herrmann 349, 392, 602
Herse 540, 602
Hertwig 447, 548, 558
—, O. 1, 5, 9, 26, 31, 37, 243, 406, 408, 421, 441, 550, 602, 627
—, R. 104, 226, 227
Herweden, van, s. Herwerden, van
Herwerden, van 181, 183, 235, 602, 749, 786
Herzfeld, E. 781, 786
Heuser 189, 195, 602
Hick 602
Hieronymus 55, 68, 72, 100, 602
Hildebrand, F. 793, 827
Hill 520, 523, 529, 541, 602, 603
—, A. V. 781, 785, 786
—, A. v., s. Hill, A. V.
—, A. W., s. Hill, A. V.
Hillhouse 521, 603
Hinze 186, 603
His, W. 106, 107, 171, 172, 558, 603
Hoche 567
Höber 474, 476, 477, 666, 678, 687, 748, 777, 778, 781
—, R. 603, 786
Hoehl 570, 603
Höhnel, von 54, 99, 341, 342, 381, 392, 394, 603
Hörmann 6, 635, 786
Hof 386
Hofer 631
—, Br. 603
Hoffmann 345, 347, 348, 349, 598
—, P. 775
—, R. W. 603
Hofmann, F. B. 775, 776, 777, 778, 786
Hofmeister 8, 49, 62, 100, 170, 384, 420, 421, 517, 519, 603, 633, 635, 636, 637, 647, 669, 672, 682, 786, 793, 827
Holl, M. 107, 603
Holle 84, 173, 176, 177, 320, 323, 350, 603
Holmgren 107, 154, 565, 566, 571, 603, 703, 704, 707, 709, 726, 734, 735, 740, 741, 746, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 758, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 773, 780, 781, 782, 786, 787
Holthusen 280, 603
Holzner 360, 603
Hooker, D. 787
Hoppe-Seyler 509, 512, 603
Hoven 37, 145, 148, 149, 158, 159, 306, 603, 604
Hoyer 237
Huie 81, 604
Huiskamp 513, 604
Hume, M. 540, 604
Humphrey 189, 211, 604
Hurley 664
Hryniewiecki, B. 827
Hürthle, R. 726, 748, 758, 780, 787
Hušek 245
Ide, M. 580, 581, 582, 583, 584, 604
Ikeno 189, 190, 604

Imbert, A. 781
Inagagi 49, 604
Irmscher, E. 14, 604
Irving, A. A. 827
Israel, O. 657, 787
Istvanffi 604
Iwanowski 827

Jakob, F. 640, 787
Janisch 722, 729, 753, 755, 769, 770
Janosik 604
Janssens 119, 121, 147, 604
Jaquelin 253
Jennings 635, 787
Jensen, P. 634, 635, 775, 781, 787
Jenty 250, 604
Jönsson, Bengt 299, 538
Jörgensen 171, 173, 225, 227, 229, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 240, 242, 243, 244, 447, 604
Johannsen 461
Johnsen 44
Johnson 726, 767
Johnsson s. Johnson
Johow 197, 198, 204, 375, 604, 795
Jolles 273, 276, 604
Josopait 795, 827
Jost 536, 604
Jussieu, de 634

Kallen 88, 604
Kanitz 486, 509, 604
Karsten 101, 190, 288, 604, 808, 827
Karwicka 383, 384, 604
Kasarinoff 604
Kattein 253
Katz 3, 604
Kauffmann 217
Kaufmann 190, 605
Kayser 472
Keinath 302, 605
Kékulé 461
Kemnitz 225, 227, 267, 268, 269, 605
Keuten 199, 605
Kiehn 88, 192, 195, 196, 200, 202, 203, 205, 207, 214, 217, 224, 342, 343, 605
Kielisch, J. 787
Kienitz 520, 522, 528
Kienitz-Gerloff 519, 522, 524, 529, 535, 538, 543, 605, 613
King, H. 227, 605
Kiransky 173
Klaatsch 572, 582, 605
Klebahn 70, 100, 101, 190, 605
Klebs, G. 2, 55, 420, 605, 668, 669, 670, 787, 818, 827, 828
Klecki 553, 564, 567, 568, 572, 605
Klein 55, 56, 58, 67, 79, 101, 102, 463, 634, 787
—, E. 421
—, J. 81, 88, 605
—, L. 605
Kleinei 291
Klekker 392, 394, 605
Klemm, P. 8, 468, 605, 671, 675, 787
Klimont 273, 281, 627
Klinger, K., s. Klinger, R.
—, R. 781, 786
Klinken 536
Kloss 271, 605
Kniep 189, 400, 605, 828
Knipping 44
Knoll 808, 817, 818, 822, 828
Kny 605, 828
Koch 14, 605
Kölliker 105, 106, 107, 167, 168, 226, 553, 558, 576, 606, 686, 700, 702, 720, 724, 749, 766, 767, 768, 770, 777, 778, 787
König 14, 15, 16, 283, 288, 606
Körnicke 407, 606
Kohl 102, 185, 188, 264, 265, 266, 289, 360, 361, 362, 363, 367, 370, 375, 376, 381, 520, 528, 529, 530, 606, 613
Kolkwitz 259, 260, 606, 828
Kolmer, W. 104, 606, 748, 787
Kolossow 556, 580, 586, 606
Koltzoff 664
Kopyloff, G. 775, 787
Korff 562, 606
Korschelt, E. 105, 229, 235, 237, 244, 245, 513, 548, 606, 616
Koschevnikov 302, 606
Kossel 183, 441, 444, 445, 446, 501, 507, 509, 517, 606
Kowalewsky 549, 606
Kowarski 448
Krabbe 536, 607
Kraemer, H. 256
Krätschmar 322, 619
Krasser 186, 607
Kratzmann 391, 607
Kraus 363, 793, 828
Krause, W. 724, 728, 733, 752, 768, 787
Krehl 303, 607
Kresling 286, 607
Kretschmar, P. 822, 823, 828
Kritzler 61, 66, 78, 84, 179, 180, 181, 283, 607
Krohn 104
Kromayer 576, 577, 578, 580, 607
Kruch 83
Krukenberg 269
Kuckuck 191
Kuc-Staniszewska 280, 607
Kühne 5, 8, 302, 576, 582, 607, 634, 664, 757, 778, 787
Kuhla 520, 523, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 535, 536, 537, 607
Küster 11, 251, 258, 259, 297, 353, 384, 475, 607, 668, 670
Küster, E. 607, 787, 808, 814, 816, 828
—, W. v. 350, 351, 352, 353
Kützing 259, 260
Kultschitzky s. Kultschizny
Kultschitzny s. Kultschizny
Kultschizny 567, 568, 607
Kunze, W. 187, 270, 607
Kupffer 30, 607

Kurssanow, L. 189, 190, 607
Kylin 189, 195, 259, 260, 261, 322, 607, 828

Labbé, A. 749, 787
Lagnesse s. Laguesse
Laguesse 551, 552, 607
Lakon 489, 490, 607
Landolt-Börnstein 645
Landowsky 198, 608
Langendorff 776
Langer 286
Langerhans 553
Langhans 607
Langley 403, 607, 771, 778, 779, 787, 788
Lapicque, L. 779, 788, 828
—, M. 779, 788, 828
Laubert 521, 607
Laue 44
Launoy 243
Lauterborn 101, 185, 188, 288, 478, 479, 480, 608
Leblois 608
Lebrun 227
Ledermann 280
Lee 143, 474, 480, 560, 608
Léger 189, 291, 593
Lehmann 608
Leiblinger 520
Leidig 463
Leimbach 347, 608
Leipold 104
Leitgeb 56, 65, 67, 75, 76, 78, 80, 85, 88, 608
Lenhossek, M. v. 107, 108, 110, 567, 570, 571, 608, 700, 788
Leontowitsch 608
Lepeschkin 5, 10, 409, 468, 469, 608, 683, 684
Leukart 634
Levi 158, 227, 608
Levites 382
Lewin, L. 365, 608
Lewis, F. J. 808, 810, 828
—, M. R. 788
Lewitsky 145, 146, 148, 149, 608, 613, 828
Lewkowitsch 608
Leydig, Fr. 107, 244, 421, 553, 558, 573, 608
Lidforss 284, 323, 325, 328, 329, 330, 331, 333, 460, 608, 828
Liebaldt, E. 828
Liebermeister 445, 609
Liebig 363
Liehr 212, 609
Lilienfeld 445, 501, 502, 508, 512, 513, 518, 609
Lillie 438, 609
Linck 609
Lindsay 472
Lindt 795, 828
Linsbauer 808, 818, 822, 828, 832
Liro, J. 828
List, Th. 104, 109, 609, 634
Lister 539
Loeper 271
Loew 440, 462
Löhlein 302
Löwit 464, 609
Löwschin 147, 388, 609
Lohmann 299, 350, 352, 357
Loisel 479, 480
London, E. S. 707, 708, 788
Losev 483
Lotsy 384
Lott 580, 609
Loyez 171, 609
Lubarsch 106, 107, 108, 110, 609
Lubimenko, W. 828, 829
Lublinorowna, K. 829
Lubosch 170, 231, 240, 241, 609
Lüders 288, 609, 808, 829
Lüdtke 54, 84, 99, 173, 175, 176, 177, 180, 609
Lukjanow 243, 463, 609
Lundegardh 116, 189, 191, 192, 196, 198, 206, 217, 406, 472, 609, 610
Lutman 190, 610
Luxenburgowa, K. 829

Macallum 5, 8, 226, 610
Mac Callum 710, 752, 753
Mac Dougal 245, 781
Mac Gill, Caroline 598, 708, 717, 788
Macfarlane 610
Maillard 49
Maistriau 392, 393, 595
Malengreau 513
Mall 550, 551, 552, 555, 610
Mallory 168, 561, 727, 730, 733
Malory s. Mallory
Mangenot 827
Mann 107
Maquenne 247, 249, 253, 254
Marceau 686, 688, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 723, 752, 754, 760, 761, 788
Marchand 585
Marcus 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 721, 731, 735, 751, 753, 771, 788
Maréchal 227, 610
Mares, F. 453, 610
Marey 780
Mark 560
Markus s. Marcus
Marshall, C. F. 634, 788
Martin 722
Maschke 60, 74, 78, 84, 174, 175, 176, 177, 610
Masing 445, 610
Massart 265, 610
Massee 610
Masur 550
Matausek 391
Mathieu 108
—, C. 107, 610
Matruchot 185, 610

Matthes 293, 610
Mattirolo 14, 610
Matula, Joh. 17, 20, 610
Matusek 624
Maupas 270, 271, 272, 273, 610
Maurer, Fr. 402, 560, 610, 700, 718, 719, 720, 725, 788
Mavas 186, 610
Maximow, A. 148, 149, 150, 186, 552, 610, 611, 829
May 238, 239, 611
Mayer 143, 267, 474, 480, 560, 595, 608
—, André 419, 421, 469
—, A. 611, 775, 788
—, P. 611
—, S. 106
Mayr 310
Meigs, E. B. 726, 752, 781, 788
Meisenheimer 687, 788
Mendel 459
Mer 324, 325, 331, 611
Merck 248, 262
Mereschkowsky 288, 611, 829
Merkel, E. 105
Merkel 198, 468, 472, 550, 551, 552, 611, 725, 728, 748, 788
—, Fr. 788
Merriman 190, 611
Merton 185, 611
Mettrie, de la 1
Metz s. Mez
Metzner 611
Meves 37, 114, 118, 119, 130, 132, 136, 140, 141, 143, 144, 145, 150, 151, 152, 153, 158, 159, 160, 161, 162, 164, 165, 166, 167, 406, 550, 551, 552, 611, 612, 710, 712, 829
Meyer, Arthur 11, 19, 21, 36, 39, 45, 53, 54, 62, 68, 92, 96, 98, 99, 100, 126, 173, 179, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 188, 189, 195, 208, 210, 223, 245, 246, 247, 250, 253, 255, 265, 266, 275, 279, 285, 291, 297, 313, 315, 316, 322, 323, 324, 325, 348, 350, 351, 352, 364, 367, 385, 393, 394, 406, 415, 416, 419, 425, 439, 442, 447, 453, 467, 488, 520, 521, 523, 525, 527, 530, 531, 532, 533, 540, 543, 544, 549, 550, 560, 612, 613, 632, 634, 686, 729, 730, 752, 753, 758, 763, 767, 773, 788, 793, 796, 797, 801, 802, 806, 807, 808, 818, 821, 824, 827, 829
Meyerhof 454, 455, 613, 781, 788
Meyerhoff s. Meyerhof
Mez 324, 325, 327, 448, 611, 614
Michaelis 128, 167, 277, 285, 482, 483, 614
Michel 48, 50, 614
Micheli, M. 829
Michler, W. 829
Michniewicz 614
Miehe 10, 614
Miescher, F. 502, 503, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 517, 614
Mikosch 63, 67, 70, 75, 83, 614, 829
Millardet 805, 806, 829
Millon 63, 84, 90, 99, 180, 183, 221, 286, 298, 353, 399, 489, 490, 501, 526, 695
Millory 502
Minder, F. 828
Mines, G. R. 775
Mingazzini, P. 105, 614
Mirande, M. 829
Mischer 171
Mislawsky 158, 311, 614
Mitrophanow 101, 463, 582, 614
Mitzkewitsch 190, 614
Miura, M. 778, 788
Miyake 170, 614
Mladowska s. Mlodowska
Mlodowska, J. 712, 714, 716, 717, 788
Möbius 297, 614, 807, 829
Moeller, H. 393, 487, 614
Möller s. Moeller
Mohl, H. v. 406, 793, 816, 829
Molisch 48, 53, 56, 62, 63, 67, 69, 75, 83, 92, 112, 174, 277, 281, 362, 391, 393, 394, 395, 396, 397, 400, 489, 490, 546, 614, 829
Moll 190, 614
Molliard 185, 610
Monteverde 324, 325, 330, 332, 362, 363, 391, 614
Montgomery 225, 227, 231, 232, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 615
Moore 380, 453, 595, 615, 789, 808, 810, 812, 821, 830
Moreau, F. 150, 615, 830
Morelli, G. 824
Moroff, Th. 789
Mottier 189, 191, 193, 211, 212, 213, 425, 426, 427, 433, 615, 830
Mrazek 56, 83, 615
Mücke 615
Müller 615, 692
—, C. 615
—, Elias 781, 789
—, H. C. 366, 380, 381, 615
—, R. 343
Mulder 363, 615
Muldner s. Mulder
Mulon 277

Nadson 615, 830
Nägeli 70, 77, 84, 173, 176, 226, 245, 259, 282, 323, 421, 462, 519, 615, 631, 632, 633, 641, 642, 643, 646, 669, 670, 789, 816
Namikawa 289
Nasse 725, 726, 789
Nawashin 615
Neef 536, 615
Němec 189, 195, 209, 210, 244, 385, 615
Nemek s. Němec
Nemiloff, A. 106, 107, 237, 238, 616
Nesteler s. Nestler
Nestler 83, 616
Neubauer 277

Neuberg 616
Neuenstein, H. v. 190, 191, 616
Neukirch 266, 267, 616
Neumann 268, 301
Nicolas 555, 567, 568, 616
Nicoloso-Roncati 616, 830
Niemiec 700, 705
Nienburg, W. 191, 616
Nierenstein 292, 616
Noll 539, 543, 670, 766, 789, 808, 821, 830
Nowikoff 237, 238, 557, 561, 562, 616
Nussbaum 405, 435, 578, 580, 616
Nyström 764

Obersteiner 573
Obst 231, 232, 241, 616
Oesterle 283, 616
Ogata 226
Ogneff 556
Olin 299
Oliver 616
Olsson-Seffer 400, 616
Oltmanns 189, 191, 245, 287, 288, 616, 808, 810, 830
Opitz 289, 616
Oppel 128, 130, 267, 278, 280, 403, 590, 616
Oppenheimer 155, 305, 306, 403, 483, 616
Ormann 147, 616
Ortner 267
Ortner-Schönbach 266, 267, 268, 616
Osborne 54, 60, 61, 448, 616
Osterhout 476
Ostner-Schönbach s. Ortner-Schönbach
Ostwald 17, 23, 453, 668
—, Wa. siehe Ostwald, Wo.
—, Wilh. 616
—, Wo. 616, 789
Oswald s. Ostwald, Wo.
Overhagen 245
Overton 191, 190, 392, 477, 521, 617, 666, 667
Overton, E. 789
—, W. 789

Padé 391, 587
Palatino 572, 617
Palczewska 754, 758
Palla 185, 428, 478, 617
Pantanelli 617
Panzer 384
Pappenheim 173
Pascher, A. 830
Patouillard 363
Pauli, W. 781, 789
Payen 375, 380, 617
Peirce 617
Peklo 173, 176, 617
Pensa 145, 147, 149, 617, 830
Peremeschko 553
Perls 155, 617
Perroncito, A. 755, 789, 830
Peterfi 749, 789
Pfeffer 1, 3, 5, 6, 8, 9, 14, 66, 70, 79, 84, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 283, 311, 350, 351, 352, 353, 370, 385, 388, 392, 400, 414, 420, 422, 423, 426, 453, 460, 470, 473, 475, 477, 478, 479, 481, 529, 617, 631, 633, 657, 661, 662, 664, 665, 666, 670, 672, 674, 675, 676, 677, 731, 751, 789, 808, 817, 819, 820, 830
Pfitzer 380, 617
Pfitzner 238, 288, 553, 554, 574, 617
Pflüger 263, 421, 440, 454, 462, 617
Pfurtscheller 618
Philoche 262, 618
Picard 270
Pick 363, 618
Piper, H. 789
Piskernik, A. 520, 618
Ploss 516, 618
Plowright 363
Poirault 54, 73, 99, 189, 212, 362, 520, 618
Policard 169, 619
Politis 286, 618
Polverini 618
Ponomarew 11, 618, 830
Ponomarewa, J. 754, 789
Posternack s. Posternak
Posternak 173, 177, 178, 618
Poulsen 380, 618
Power 274, 275, 294, 295, 350, 618
Prantl 392
Prenant, A. 106, 107, 618, 710, 752, 789
Preuss 448, 611
Prillieux 793, 808
Pringsheim 100, 249, 250, 669, 808
—, E. G. 830
—, H. 262, 618
—, N. 789, 811, 830
Prowazek 6, 9, 25, 419, 479, 618, 657, 671, 789
Przemycki 478, 479, 480, 481, 618
Pump, W. 789
Puriewitsch, K. 420, 618
Putte, van de 119, 121, 147, 149, 604
—, van der, s. Putte, van de
Pütter, A. 618

Quincke, G. 5, 618, 634, 650, 789, 801

Rabl 578, 580, 618, 634, 710, 789
Raciborski 189, 212, 286, 297, 298, 618
Radlkofer 48, 58, 67, 75, 76, 77, 84, 87, 105, 106, 109, 171, 172, 324, 325, 331, 332, 391, 618
Ramon y Cajal 576, 578
Ramon y Gajal s. Ramon y Cajal
Ranvier 553, 576, 580, 619, 724
Raspail 634
Rath, vom 468, 472
Rathje 286, 619
Rattray 350, 619
Raum 186, 619

Raunkjär 67, 80, 88, 619
Rechenberger 281
Recklinghausen 749
Regaud 119, 137, 141, 143, 144, 147, 148, 150, 167, 168, 169, 619
Regaud-Favre 755, 789
Reichenow 183, 185, 188
—, E. 619
—, Fr. 619
Reichert 634
Reinke 3, 109, 322, 410, 505, 506, 508, 552, 580, 593, 634
—, J. 1, 14, 619, 790
—, Fr. 107, 108
Renaud 752, 754
Renaut 551, 552, 717, 790
Rendle 173, 619
Rengel, C. 105, 110, 619
Retterer 552, 560, 561, 619
Retzius 572, 611, 619, 707, 720, 721, 722, 724, 725, 755, 756, 765, 767, 768, 770, 790, 829, 830
Rewald 616
Rhumbler 5, 6, 7, 8, 9, 12, 26, 233, 234, 235, 238, 244, 409, 420, 421, 433, 620, 632, 635, 647, 652, 656, 657, 659, 660, 790
Richarz 639
Richter, P. 830
Rindfleisch 5
Riss 286
Roaf, H. E. 789
Robertson 667
Rocchi 383, 620
Rodewald, H. 14, 253, 254, 505, 619, 620, 634
Röhrmann, F. 37, 307
Rogerson 350, 618
Rohde 227, 231, 548, 550, 620
Rollet s. Rollett
Rollett 552, 707, 721, 723, 724, 725, 726, 729, 749, 750, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 760, 770, 771, 772, 790
Romeis 158, 620, 790
Rosanoff 259, 260, 261, 362, 366, 380, 620
Rosen 189, 192, 193, 196, 198, 200, 202, 204, 207, 211, 212, 215, 217, 224, 226, 620
Rosenheim 384
Rosenstadt 576, 578, 580, 620
Rosenthal 620
Rosoll 392, 620
Rossi, E. 779, 790
Rost 481, 620
Roth 226
Rothert 363, 379, 381, 434, 620, 793, 794, 795, 830
Rouget, Ch. 688, 700, 703, 790
Roux 249, 253, 254, 620
—, Eug. 247, 620
Rubner 2, 454, 620
Rudolph 116, 118, 119, 122, 130, 137, 142, 148, 149, 620, 830
Rückert 238, 620
—, Joh. 620
Ruhland 192, 475, 476, 477, 620, 668, 790, 831
Russo 157
Russow 56, 88, 529, 535, 536, 537, 621
Ryder 5
Rysselberghe, van 476, 621
Rywosch 325, 329, 330, 332, 621, 809

Saake, W. 621
Sabussow 104, 110, 621
Sachs 8, 323, 390, 490, 546, 621, 808, 816, 820, 821, 831
Sachsse 85, 621
Saguchi 159, 621
Saint-Firmin, Liacre de 828
Salter, J. H. 256, 531, 621
Salway 274, 275, 294, 295
Samec 621
Sanio, C. 831
Sapěhin 118, 137, 147, 148, 150, 621, 831
Sarasin, F. u. P. 573
Sargant 192
Sassi 185, 621
Schaar 88, 621
Schaarschmidt, G. 816, 818, 821, 831
Schaeffer 168, 419, 469, 595, 611
Schäfer, E. A. 419, 441, 621
Schaffer 547, 548, 560, 567, 570, 571, 621
Schaudinn 187, 621, 632, 790
Scheider 717
Scheij 281
Schenck, H. 88, 621
Schenk, F. 780, 790
Scherrer 70, 71, 99, 100, 118, 120, 137, 138, 139, 148, 149, 621, 831
Schewiakoff 621, 710
Schidrowitz 397
Schiefferdecker, P. 752, 790
Schiele 268
Schil 306, 621
Schimoyama 249
Schimper, A. F. W. 36, 45, 48, 53, 57, 58, 67, 68, 69, 76, 77, 78, 83, 84, 92, 93, 94, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 103, 105, 110, 173, 180, 259, 261, 281, 320, 321, 323, 362, 363, 364, 391, 400, 621, 793, 794, 795, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 831
Schlater 711, 712, 716, 718, 790
Schleicher 634, 790
Schleiden 622
Schleip 240
Schmidt 424
—, Alexander 509
—, Emil 195, 395, 622
—, Ernst 295, 349, 393, 613, 622
—, E. W. 193, 427, 430, 431, 622, 647, 682, 790, 831
—, P. 808, 820, 831
—, R. H. 424, 622
Schmiedeberg 60, 84, 622

Schmitz 55, 68, 69, 70, 71, 74, 79, 81, 99, 100, 101, 102, 259, 261, 321, 421, 431, 463, 622, 808, 814, 815, 818, 831
Schneider 155, 401, 463, 575, 622, 707, 758, 772, 831
—, C., s. Schneider, K. C.
—, H. C., s. Schneider, K. C.
—, K. C. 402, 557, 751, 753, 754, 755, 791
—, R. E., s. Schneider, K. C.
Schniewind-Thies 145, 622
Schockaert 710, 791
Schorler 204, 622, 831
Schottlaender 189, 193, 195, 196, 211, 622
Schreiner, K. E. 37, 622
Schridde 580, 622
Schröder 14, 302, 313
Schroeder, H. 831
Schuberg, A. 436, 552, 553, 558, 560, 573, 574, 576, 582, 622
Schubotz, H. 182, 187, 622, 651, 659, 791
Schürhoff, P. N. 216, 623, 831
Schulemann 474, 595
Schullerus, J. 397, 623
Schultz 564, 566, 567, 631
—, C. H. 634
—, Ernst 623
—, Eugen 791
—, F., s. Schultz, P.
—, Friedr. N., s. Schulz, Friedr. N.
—, G. 623
—, J. 461, 623
—, P. 623, 700, 702, 703, 706, 707, 721, 775, 791
Schultze 375, 381, 382, 479, 480, 553
—, M. 5, 8, 277, 550, 551, 553, 632, 634, 791
—, O. 106, 110, 623, 747, 791
Schulz 48, 279, 284
—, E. 324, 325
—, F., s. Schultz, P.
—, Friedr. N. 50, 623
—, T., s. Schultz, P.
Schulze 584, 714
—, F. A. 641, 657
—, F. E. 583, 623, 791
Schumacher 108, 110, 305, 623
Schustow, L. v. 217, 623
Schwalbe 483
Schwann 226, 720
Schwarze 107
Schweidler 392, 623
Schwendener 400, 623, 816
Schwenker 775, 791
Secher, K. 791
Sedwick 574, 623
Seiller, v. 463
Seliber, G. 831
Senn, G. 489, 623, 795, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 828, 831, 832
Sertoli 776
Sharp 212
Siedentopf 18, 251
Simon, C. 400, 623
—, M. 268, 623
Sjoebring 167
Sjövall, E. 103, 107, 168, 588, 623
Smirnow, A. E. v. 108, 149, 623
—, H. E. v., s. Smirnow, A. E. v.
Smith, L. 279
Solereder 325, 332, 341, 342, 362, 395, 623
Solger 624
Sommer 238
Sorauer 363, 624
Sosnowski 508, 624
Soulier 240
Spalteholz 550, 552
Spangaro, S. 108, 624
Spencer, H. 462, 624
Sperlich 56, 57, 59, 67, 69, 78, 81, 82, 83, 88, 393, 624
Spiess 173, 176, 624
Spiro 62
Spuler 552, 561, 624
Stahl, E. 341, 354, 365, 399, 400, 624, 808, 811, 821, 832
Stamm, R. 749, 791
Stapp 540
Staritz 624
Starke 277
Stauffacher 447, 624, 832
Steffen 624
Stein 325, 326, 624
Steinbrinck, C. 624
Steinhausen 306, 624
Steinmann, A. B. 624
Stern 307, 447, 624, 667, 783
—, K. 832
Stiepel, C. 273, 624
Stock 56, 57, 67, 68, 73, 74, 78, 80, 81, 82, 83, 88, 92, 120, 624
Stocklasa s. Stoklasa
Stöhr 186, 301, 305, 461, 556, 564, 565, 566
—, Ad. 624
—, Ph. 624
Stoklasa 391, 624, 832
Stolc, A. 435, 624
Stoll 795, 833
Strasburger 36, 96, 100, 101, 145, 170, 189, 195, 200, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 385, 390, 406, 407, 408, 427, 440, 446, 463, 520, 521, 522, 523, 529, 530, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 542, 543, 546, 547, 611, 624, 625, 653, 669, 791, 803
Strasser 560, 625
Straub 459
—, W. 779
Stricht, van der 558, 559, 560, 625
Strohmer 281, 625

Studnička 548, 550, 551, 552, 553, 555, 556, 558, 559, 560, 572, 573, 575, 576, 578, 579, 580, 581, 584, 585, 625
Suida 486
Sumbal 181, 183, 625
Svartz, N. 754, 791
Svedelius 189, 626
Swingle 189, 216, 626, 819
Szily, von 551, 552
Szucs 476

Tabula 626
Tanaka 249
Tangl 519, 535, 553, 626
Tantel 479
Tatai 238
Tayod 463
Tello, Fr. 791
Tellyeniczky s. Tellyesniczky
Tellyesniczky 468, 471, 472, 626
Terletzki 521, 626
Terni 163, 626
Thanhoffer, v. 756, 757, 791
Thannhoffer, v., s. Thanhoffer, v.
Thoday 538, 626
Thoms 285
Thulin 704, 753, 759, 773, 791
Thuret 626
Tichmeneff 155, 626
Tieghem, Ph. van 55, 79, 102, 259, 260, 626
Tillo 755
Tischutkin 626
Tobler 397, 400, 626
Toldt 301, 304
Topin 363
Torre 107
Townsend, Ch. O. 626, 669, 791
Toyer 627
Tozer 238
Traina 727
Trappmann 103
Traube 626
Trécul 84, 173, 626, 793, 832
Treviranus 634
Triepel 567, 570, 626
Tröndle 189, 190, 209, 210, 626
Tromp de Haas, W. R. 400, 626
Tschermak 461, 626
Tschirch 84, 173, 179, 180, 245, 282, 283, 311, 348, 363, 626, 816, 832
Tuman 62, 63
Tunmann 277, 281, 289, 300, 311, 391, 392, 626
Twiss, W. C. 832
Tyndall 19

Ubbelohde 273, 626
Uhlenhuth 447, 627
Uhlmann 277, 601
Ullrich, H. 832
Ulzer 273, 627
Umber 502
Unger 306, 330, 342, 627, 793, 832
Unna 277, 627
Ursprung, A. 832

Valenciennes 105, 106, 172, 627
Valette St. George, La 230, 608, 611
Velten, W. 632, 634, 791, 808, 820, 821, 823, 832
Verratti 761
Verton, O., s. Overton
Verworn, M. 2, 4, 5, 8, 31, 308, 405, 436, 462, 627, 631, 634, 780, 781, 791
Verzar, F. 700, 704, 775, 776, 791, 792
Viehoever, A. 792
Vines 54, 84, 99, 173, 180, 627
Vöchting 538, 627
Vogel 88
Vogl 87
Vogt, W. 647, 792
Volpio 571
Vouk 647, 675, 792, 832
Vries, de 363, 385, 387, 388, 400, 441, 462, 627, 669, 673, 674, 676, 677, 681, 683, 792
Vuillemin 627

Wacker 781
Wackwitz 705, 706, 792
Wagener 710
—, G. R. 107, 627
Wager 189, 198, 200, 211, 212, 627
Wagner 192, 686
Wahrlich 520, 524, 627
Wakker 55, 56, 58, 67, 68, 73, 75, 78, 80, 83, 84, 88, 101, 103, 173, 175, 176, 283, 286, 288, 297, 298, 350, 351, 353, 366, 370, 627, 677, 792
Waldeyer, W. 106, 110, 170, 552, 627
Walker 237, 238, 239, 611, 627
Wallich 657, 792
Walter 172
Warburg 454, 667
Warlich 363, 628
Warming 99
Wasielewski 468, 470, 471, 472, 628
Wassermann 447
Weber 9, 397
—, F. 832
Weeler 237
Weevers 391, 628
Wege, W. 749, 771, 792
Wehmer 347, 349, 363, 628
Weidenreich 578, 628
Weigert 482, 571
Weimarn, P. P. v. 17, 628
Weismann, A. 462, 628
Weiss, A. 793, 832
Welsch 382, 628
Went 189, 385, 386, 387, 388, 628, 633, 674, 676, 792
Werminski 79, 84, 173, 175, 628

Werner 567, 569, 628
Wetzel, K. 831
Wheeler 242, 628
Wichmann 49, 50, 628
Wieler, A. 683, 792
Wiemann 710
Wiesel 667
Wiesner, J. 36, 396, 460, 462, 628, 795, 822, 832, 833
Wigand, A. 631, 634, 792
Will 103, 628
Wille, N. 259, 628
Williams 191
Willstätter, R. 795, 833
Wilschke 795, 833
Wilson 407, 410, 550, 628
Windaus 382, 384, 628
Winkler 776
—, H. 246, 628
Winter 8
Winterstein, H. 628
Wisselingh, van 189, 190, 208, 392, 628, 833
Witt 483
Witte, F. 63
Wittlin 375, 380, 381, 628
Wittrock 808, 810, 833
Wolff 247
Wolfshügel 14
Wolk, van der 400, 628
Woll 306
Woronin 362, 533, 628
Wulff 628
Wundt 461

Yamanouchi 191, 212, 628, 629
Young 262, 601

Zachariades 550, 551, 552
Zacharias 63, 64, 127, 170, 171, 184, 188, 189, 194, 195, 197, 198, 199, 203, 205, 206, 208, 209, 211, 215, 222, 241, 264, 289, 341, 342, 344, 375, 379, 404, 406, 441, 446, 447, 488, 489, 495, 496, 498, 499, 500, 503, 504, 514, 629
Zalenski 363, 379, 620
Zaleski 127, 155, 629
Zanger s. Zangger
Zangger, H. 678, 792
Zellner 289, 629
Zenker 232, 472, 634, 728, 730
Ziegenspeck 360, 629
Ziegenwaller s. Zieglwallner
Ziegler 307
Zieglwaller s. Zieglwallner
Zieglwallner 267, 669
Zimmermann 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 64, 65, 66, 67, 70, 73, 74, 75, 80, 81, 82, 83, 88, 89, 91, 92, 99, 100, 101, 102, 111, 113, 116, 118, 120, 121, 122, 126, 130, 144, 145, 189, 190, 191, 192, 195, 198, 211, 213, 214, 215, 232, 233, 286, 325, 331, 360, 361, 367, 370, 397, 463, 519, 629
—, A. 833
—, K. W. 752, 754, 758, 792
—, R. W., s. Zimmermann, K. W.
Zincke 345
Ziveri 278, 629
Zoja 463
Zollikofer, C. 9, 629
Zopf 290, 291, 363, 393, 629
Zsigmondy 17, 19, 21, 409, 629
Zuelzer 37, 187, 273, 629
Zuntz 454, 781

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

BioMed